

SÉRIE A, N° 3608.

N° D'ORDRE: 4480.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

André STEINER

Première thèse. — ETUDE DU COMPORTEMENT PRÉDATEUR D'UN HYMÉ-
NOPTÈRE SPHÉGIEN : *LIRIS NIGRA* V. D. L. (= *NOTOGONIA POMPI-
FORMIS* Pz.).

Deuxième thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 9 décembre 1960 devant la Commission d'examen.

M. GRASSÉ *Président.*

M^{lle} COUSIN } *Examineurs.*

M^{me} FESSARD }

PARIS

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1962

SÉRIE A, N° 3608.
N° D'ORDRE: 4480.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

André STEINER

Première thèse. — ETUDE DU COMPORTEMENT PRÉDATEUR D'UN HYMÉ-
NOPTÈRE SPHÉGIEN : *LIRIS NIGRA* V. D. L. (= *NOTOGONIA POMPILI-*
FORMIS Pz.).

Deuxième thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 9 décembre 1960 devant la Commission d'examen.

M. GRASSÉ	<i>Président.</i>
M ^{lle} COUSIN	} <i>Examineurs.</i>
M ^{me} FESSARD	

PARIS

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1962



FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen J. PÉRÈS.

PROFESSEURS

G. JULIA	T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	QUELET	T Chimie organique.
DE BROGLIE	T Théories physiques.	CAGNIARD	T Géophysique appliquée.
PRENANT	T Anat. et Histol. comp.	CHAMPETIER	T Chimie macromolécul.
PÉRÈS	T Mécan. des fluides et appl.	CUVILLIER	T Micropaléontologie.
BARRABÉ	T Géol. struct. et géol. appl.	JUNG	T Pétrographie.
J. BOURCART	T Géogr. phys. et géol. dyn.	TRILLAT	T Microscopie et diffraction électronique.
PLANTEFOL	T Botanique.	WIEMANN	T Chimie org. et structur.
GRASSÉ	T Evol. des êtres organisés.	JACQUINOT	T Spectroscopie et physique céleste.
PRÉVOST	T Chimie organique.	VASSY	T Physique de l'atmosph.
BOULIGAND	T Application de l'analyse à la Géométrie.	DESTOUCHES	T Théories physiques.
CHAUDRON	T Chimie appliquée.	PRUVOST	T Géologie.
WYART	T Minéralogie.	AMIEL	T Chimie générale.
TEISSIER	T Zoologie.	HOCART	T Minéralogie.
MANGENOT	T Biologie végétale.	J.-P. MATHIEU	T Physique (Orsay).
P. AUGER	T Physique quant. et relat.	COUTEAUX	T Biologie anim. (P. C. B.).
MONNIER	T Physiologie générale.	MAY	T Zoologie (Orsay).
PIVETEAU	T Paléontologie.	CHOQUET	T Théor. des fonctions et topologie.
ROCARD	T Physique (E. N. S.).	FELDMANN	T Biologie végétale marine.
H. CARTAN	T Mathématiques (E. N. S.).	GUINIER	T Physique des solides.
LAFFITTE	T Chimie générale.	JOST	T Physiologie comparée.
FAVARD	T Géométrie supérieure.	FORTET	T Calcul des probabilités et physique mathémat.
COULOMB	T Physique du Globe.	SCHWARTZ	T Calc. diff. et intégr.
M ^{lle} COUSIN	T Biol. anim. (S. P. C. N.).	CHOUARD	T Physiologie végétale.
CHRÉTIEN	T Chimie minérale.	MALAVARD	T Aviation.
P. DRACH	T Zoologie.	BRELOT	T Calcul différentiel.
KASTLER	T Physique (E. N. S.).	NORMANT	T Synthèse organique.
EPHRUSSI	T Génétique.	BENARD	T Chimie minérale.
WURMSER	T Biol. physico-chimique.	BUVAT	T Botanique (E. N. S.).
RIVIÈRE	T Géol. (S. P. C. N.) (Orsay).	DUGUÉ	T Statistiques mathémat.
GAUTHERET	T Biologie végét. (P. C. B.).	GELOSO	T Chimie (S. P. C. N.).
LUCAS	T Recherches physiques.	SOULAIRAC	T Psychophysologie.
A. THOMAS	T Biologie cellulaire.	ULRICH	T Physiologie végétale.
ARNULF	T Optique appliquée.	MARÉCHAL	T Optique théor. et appl.
M. MORAND	T Enseig. de physique.	KIRRMANN	T Théories chimiques.
SOLEILLET	T Physique (P. C. B.).	CHADEFAUD	T Botanique.
FORTIER	T Mécan. expér. des fluides.	M ^{lle} LE BRETON	T Physiologie générale.
DANJON	T Astronomie.	SALEM	T Mathématiques générales.
PETIT	T Biologie maritime.	LELONG	T Mathématiques générales.
QUENEY	T Météorologie et dynamique atmosphérique.	DEVILLERS	T Anat. et histol. comp.
GALLIEN	T Embryologie.	EHRSMANN	T Topologie algébrique.
EICHBORN	T Biol. végét. (S. P. C. N.).	FRANÇON	T Physique (S. P. C. N.).
DE CUGNAC	T Biol. végét. (S. P. C. N.).	GLANGEAUD	T Géogr. phys. et géol. dyn.
M ^{lle} CAUCHOIS	T Chimie physique.	GODEMENT	T Mathématiques (M. G. P.).
THELLIER	T Physique du Globe.	PISOT	T Techniques mathémat. de la Physique.
L'HÉRITIER	T Génétique.	E. ROCH	T Géologie.
GRIVET	T Radio-Électricité.	SCHATZMANN	T Astrophysique.
PONCIN	T Mécanique générale.	TERMIER	T Paléontol. stratigraph.
DUBREIL	T Arithmétique et théorie des nombres.	ZAMANSKY	T Mathémat. générales.

Professeurs (Suite)

LENNUIER	T Physique (M. G. P.).	G. LUCAS	T Géologie.
RIZET	Génétique.	ALLARD	Chimie physique.
ROUTHIER	T Géologie appliquée.	BERTHELOT	Phys. nucl. et radioact.
M ^{me} TONNELAT ..	T Relativité.	BRICARD	Météorol. et physique de l'atmosphère.
DIXMIER	T Mathématiques (M. P. C.).	M ^{me} ALBE-FESSARD	Psychophysiologie.
SOUGHAY	T Chimie générale.	FRIEDEL	Physique des solides.
AIGRAIN	T Electrotechn. génér.	M. JULIA	Etude des molécules organiques complexes.
BRUSSET	Chimie minérale.		
M. LÉVY	T Physique théorique des hautes énergies.	LENDER	Biol. animale (S. P. C. N.) (Orsay).
M ^{me} CHAIX	Chimie biologique.	MAGAT	Physico-chim. des rayonnements.
M ^{me} HUREL-PY ..	Biol. végétale (P. C. B.).		
PIAUX	Chimie (M. P. C.).	M ^{lle} QUINTIN	T Electrochimie.
BRUN	T Mécan. expér. des fluides.	MONOD	T Chimie du métabolisme.
LEDERER	T Chimie biologique.	BENOIT	T Physiologie animale.
M ^{me} DUBREIL	T Mathématiques.	DE POSSEL	T Analyse numérique.
M ^{me} LE LONG	T Mathématiques (E. N. S.).	CHARLOT	T Chimie analytique.
BELLAIR	T Géologie (S. P. C. N.).	HAISSINSKY	T Radiochimie.
COTTE	T Physique (Orsay).	LÉMÉE	T Physiologie (B. M. P. V.).
J.-E. DUBOIS	T Chimie organique.	GUÉRIN	T Chimie (M. P. C.).
LAMOTTE	Zoologie (E. N. S.).	M. CHATELET	Chimie (S. P. C. N.).
A. MICHEL	T Chimie (S. P. C. N.).	JEAN	Phys. nucl. et radioact.
OLMER	T Energétique générale.	MATTLER	Physique (S. P. C. N.).
ROUAULT	T Physique générale.	Louis MICHEL	Physique théorique des hautes énergies.
GAUTHIER	T Mécanique appliquée.	RUMPF	Chimie (P. C. B.).
BARCHWITZ	T Chimie physique.	BERGERARD	Zoologie (Orsay).
BROSSEL	T Physique atomique.	BERTIN	Electronique.
BUSER	Physiologie comparée.	BOUSSIÈRES	Chimie des radio - élém.
CAMUS	Physiol. végét. (3 ^e cycle).	M ^{me} COUTURE	Physique (P. C. B.).
CASTAING	Physique générale.	ELLENBERGER	Géol. struct. et géol. appl.
CURIEN	Minéral. et cristallogr.	FRANC	Biol. animale (P. C. B.).
MOYSE	T Physiol. végét. (Orsay).	SCHNELL	Botanique tropicale.
PANNETIER	Chimie (S. P. C. N.).	STOLKOWSKI	Physiologie générale.
POSSOMPÈS	T Zoologie.	ACHER	Chimie biol. (Orsay).
PULLMANN	Chimie théorique.	BAUDOIN	Biol. anim. (P. C. B.).
TEILLAC	Physique nucl. et radio-activité.	BEAUMONT	Biol. anim. (S. P. C. N.).
TONNELAT	Biol. physico-chimique.	BLAMONT	Géophys., Ionosphère.
VILLE	T Econométrie.	BOURREAU	Biol. végét. (S. P. C. N.) (Orsay).
WILLEMART	Chimie (P. C. B.).	D. CURIE	Physique (M. G. P.).
DODÉ	T Chimie (S.P.C.N.) (Orsay).	DURAND-DELGA ..	Géologie.
FREYMANN	T Physique générale.	FRÉON	Chimie (P. C. B.).
GUINOCHET	T Biol. vég. (Orsay).	HELLER	Physiologie végétale.
ROLLET	T Chimie (P. C. B.).	TORTRAT	Calcul des probabilités.
M ^{lle} JOSIEN	T Chimie (P. C. B.).	CAILLEUX	Géologie (S. P. C. N.).
CHEVALLEY	T Géomètr. algèbr. et théor. des groupes.	MAGNAN	Physique (M. P. C.).
ARNOULT	T Electronique.	DAUDEL	Mécan. ondul. appl. à la chimie théor. et à la phys. nucl.
CHAPELLE	T Physique (M.P.C.) (Orsay).	M ^{lle} FOURCROY ...	Biol. végét. (S. P. C. N.).
DELANGE	T Mathématiques (Orsay).		
DENY	T Mathématiques (M. G. P.).		
GERMAIN	T Mécan. théor. des fluides.		

Secrétaire général R. POUILLAIN.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

ÉTUDE DU COMPORTEMENT PRÉDATEUR D'UN HYMÉNOPTÈRE SPHÉGIEN : « LIRIS NIGRA » V. D. L. (= « NOTOGONIA POMPILIFORMIS » Pz.)

Par André STEINER

SOMMAIRE

INTRODUCTION. — APERÇU SUR LA BIOLOGIE DE « LIRIS NIGRA »	4
I. Le cycle vital de <i>Liris nigra</i>	4
II. Le cycle nidificateur « moyen » de <i>Liris nigra</i>	5
CHAPITRE I. — LES PIQÛRES ADMINISTRÉES PAR LE « LIRIS » AU GRILLON	8
I. <i>Situation du problème</i>	8
II. <i>Caractéristiques principales des piqûres infligées par le Liris aux Grillons</i>	9
1. Etude des marques laissées par l'aiguillon, sur les téguments de la proie	9
A. Localisation des marques externes laissées par l'aiguillon (p. 9);	
B. Discussion de cette localisation (p. 10); C. Variations de densité, sur chaque aire de piqûres, des traces externes laissées par l'aiguillon (p. 10).	
2. Etude des directions d'introduction du dard, dans la proie, à partir des points d'entrée de l'aiguillon	22
3. Etude de la localisation interne des piqûres	26
4. Relations entre les aires de piqûres et les ganglions nerveux du Grillon; constance de ces relations	27
5. Vérification, par l'étude de l'effet paralyseur des piqûres, des relations entre les aires de piqûres et les ganglions nerveux	27
6. Discussion de la localisation des traces de piqûres et des relations trouvées entre les aires de piqûres et les ganglions nerveux de la proie	23
CHAPITRE II. — ÉTUDE DES MODALITÉS ET CONDITIONS D'EXÉCUTION DES PIQÛRES PARALYSATRICES SUCCESSIVES DU « LIRIS » AU GRILLON	31
I. <i>Introduction</i>	31
II. <i>Modalités et conditions d'exécution « moyennes » des piqûres du Liris (catégorie a des « formules de paralysation »)</i>	31
1. Version typique et sa formule fondamentale : Ia + III + IIb + IV.	32

2. Variantes de la version typique, en conditions normales.....	35
A. Rôle joué par les postures de la Guêpe (surtout la posture <i>initiale</i> d'attaque) dans ces variantes (p. 35); B. Quelques autres facteurs (« insolites ») susceptibles d'influencer le déroulement de la paralysation « normale » du Grillon (p. 39).	
3. Conditions « normales » correspondant à l'exécution des piqûres successives du <i>Liris</i> , conforme à la version moyenne, « normale »..	41
III. Modalités et conditions d'exécution particulières des piqûres paralysatrices successives du <i>Liris</i>	49
1. Formes « inachevées » de la paralysation normale du Grillon (catégorie b)	49
2. Formes « atypiques » de la paralysation du Grillon (catégorie c) ..	54
A. Description sommaire des modalités et des conditions d'exécution (p. 54); B. Influence des réactions du Grillon, sur le déroulement de la paralysation (p. 55); C. Influences en relation avec la situation de la paralysation dans le cycle des activités spontanées de la Guêpe (p. 58); D. Analyse, discussion et interprétation (p. 60) (a. Caractère « incomplet » : p. 60; b. Caractère « atypique » : p. 61).	
CHAPITRE III. — RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR LE MODE D'EXÉCUTION DES PIQÛRES PARALYSATRICES ET SUR D'AUTRES ACTES SPÉCIFIQUES DU « <i>LIRIS</i> » RELATIFS AU GRILLON	81
I. Introduction	81
II. Méthode expérimentale utilisée; description sommaire	81
III. Aperçu sommaire des problèmes étudiés	83
1. La limite des possibilités d'exécution des actes spécifiques du <i>Liris</i> , relatifs au Grillon	83
2. La valeur spécifique des « aires caractéristiques » du Grillon, vis-à-vis des actes spécifiques correspondants du <i>Liris</i>	83
3. Modalités d'intégration des actes élémentaires du <i>Liris</i> , dans des « ensembles cohérents d'activités »	84
4. La valeur réactogène différentielle du Grillon	85
IV. Analyse sommaire préalable de l'activité à caractère orienté précédant l'exécution des actes spécifiques du <i>Liris</i>	85
V. Etude de l'influence exercée sur l'exécution des piqûres paralysatrices du <i>Liris</i> , par des modifications « chirurgicales » apportées au Grillon	90
1. Suppression d'aires de piqûres, par ablation de portions terminales du Grillon	90
2. Permutations et déplacements d'aires de piqûres, ou de portions de Grillon	97
3. Retournements (dans les sens antéro-postérieur et dorso-ventral) de portions du Grillon, par rapport au reste du corps.....	103
4. Aires caractéristiques excédentaires	107
VI. Discussion et interprétation globales des résultats expérimentaux; conclusions	108
1. Limites d'exécution des actes spécifiques autres que les piqûres et en rapport avec le Grillon	108
2. Conditions et modalités d'exécution des actes du <i>Liris</i>	110
3. Le problème de l'inné et de l'acquis, dans le comportement du <i>Liris</i> .	113
BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE	119

AVANT-PROPOS

A mon Maître, M. le Professeur P.-P. GRASSÉ, membre de l'Institut, qui a bien voulu diriger mes recherches et m'accueillir au LABORATOIRE D'ÉVOLUTION DES ÊTRES ORGANISÉS, à Paris, et à la STATION BIOLOGIQUE des Eyzies (Dordogne), j'exprime ici ma profonde gratitude, pour l'intérêt qu'il n'a cessé de porter à mon travail; son aide, sa clarté d'esprit, son enthousiasme communicatif et son immense expérience des choses de la nature ont été d'un précieux secours dans la conduite de ce travail.

Auprès de P. MAILLET, alors Sous-Directeur de la station biologique des Eyzies, j'ai trouvé la plus large compréhension, ainsi que l'appui moral et matériel si nécessaires au chercheur. A ce compagnon de travail agréable et toujours dévoué, je renouvelle, ainsi qu'à M^{me} MAILLET, les marques de mon affectueuse gratitude.

Mon admission au CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE, durant quatre années consécutives, m'a permis de me consacrer entièrement, et dans les meilleures conditions, aux observations et expériences suivies, indispensables aux longues études de comportement.

Ma profonde sympathie va également à E. P. DELEURANCE, Maître de Recherches au C. N. R. S., qui mit généreusement à ma disposition sa connaissance étendue du comportement des Hyménoptères; son amitié ainsi que celle de M^{me} DELEURANCE furent pour moi un encouragement constant à poursuivre un travail souvent ingrat.

M. le Professeur E. WOLFF a bien voulu m'honorer de son appui et guider, ainsi que M. le Professeur J. VIVIEN et M. L. HERTZOG, mes premiers pas dans la Zoologie et la Biologie, je leur en exprime toute ma reconnaissance, ainsi qu'à M. le Docteur R. JEANNEL qui a accepté d'être mon parrain au C. N. R. S.

Grâce à la bienveillance de MM. CHOPARD et BERLAND, toutes facilités me furent accordées d'accéder aux riches collections et publications du MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE de Paris.

Ma reconnaissance est acquise, enfin, à M^{me} O. TUZET, Professeur à la Faculté des Sciences de Montpellier, qui m'accueillit dans son Service, en tant qu'Assistant, et m'accorda toutes facilités d'y poursuivre et d'y achever ce travail. Je lui sais gré, ainsi qu'à M. le Doyen P. MATHIAS, qui voulut bien me proposer un poste de Chef de travaux, de m'avoir donné la possibilité d'accéder aux grandes richesses faunistiques et entomologiques du Languedoc.

MM. J. PAINLEVÉ, Directeur de l'INSTITUT DE CINÉMATOGRAPHIE SCIENTIFIQUE de Paris, J. DRAGESCO et leurs collaborateurs me firent l'honneur et le grand plaisir d'assister de leur sollicitude et de leur grande compétence mes travaux cinématographiques et photographiques relatifs au comportement des Hyménoptères; je leur en témoigne ma vive reconnaissance.

Est-il besoin d'ajouter que ce travail porte l'empreinte de tous mes éducateurs, collègues, amis, d'Alsace, de Paris, des Eyzies et de Montpellier, que je ne puis tous nommer, ainsi que du personnel de ces laboratoires. Leur dévouement, leur amitié fidèle, leur sympathie et leur aide précieuse, créèrent les conditions et l'atmosphère sans lesquelles il n'est de travail fécond et de pensée créatrice.

A ma mère, et à toute ma famille, qui, en des temps et dans des circonstances difficiles, entourèrent mes projets les plus chers de leur affectueuse sollicitude et de leur aide infatigable, j'exprime ici toute ma gratitude et mon affection émue.

INTRODUCTION

APERÇU DE LA BIOLOGIE DE *LIRIS NIGRA*

Les grands traits de l'éthologie de *Liris nigra*, ainsi que certaines particularités du comportement de cette Guêpe prédatrice, ont déjà été décrits par différents auteurs (1). Notre étude est consacrée essentiellement à quelques aspects moins connus ou encore ignorés des activités de ce Sphégide, étudiés surtout en élevage de laboratoire, durant six années consécutives. Cette méthode nous a offert des possibilités de contrôle et d'analyse expérimentale impossibles à obtenir dans les conditions naturelles. Tout observateur d'Hyménoptères ne sait que trop combien il est difficile et aléatoire de surprendre, dans la nature, un Sphégide en train de paralyser sa proie; cette scène se déroule en général très rapidement et sa délimitation dans le temps et dans l'espace est toujours très difficile, sinon impossible à prévoir. Les méthodes d'élevage que nous avons réalisées (en partant des indications aimablement communiquées par E. P. DELEURANCE) nous ont été particulièrement précieuses pour l'étude de cet aspect si curieux du comportement de *Liris* : la paralysation de ses proies, des Grillons d'espèces variées, pris à l'état de larves ou d'adultes (divers auteurs ont donné des listes de proies).

Avant d'exposer les résultats obtenus en ce domaine, et qui forment l'essentiel de cette étude, situons brièvement la paralysation du Grillon, dans la vie du *Liris*, et surtout dans son cycle nidificateur.

I. — LE CYCLE VITAL DE *LIRIS NIGRA*

Les étapes principales du développement du *Liris* sont représentées sur les clichés des planches I et II, auxquels nous renvoyons le lecteur, ainsi qu'aux commentaires qui les accompagnent : les *Liris* nidifient durant la belle saison; les œufs qu'ils ont pondus se développent aux dépens des Grillons paralysés emmagasinés dans les terriers. Les imagos des deux sexes éclosent vers l'automne (les mâles généralement en premier); la femelle, fécondée à cette époque, ne nidifiera qu'à la

(1) Voir par exemple : FABRE, FERTON, LICHTENSTEIN, BERLAND, GRANDI, CARPENTER, etc.

belle saison suivante, après un long repos hivernal que ne partage pas son compagnon, disparu aux premiers grands froids. La vie du *Liris* femelle adulte est donc particulièrement longue — pour un Hyménoptère solitaire —, puisqu'elle dure près d'un an : la femelle disparaît vers la fin de l'été, sa période reproductrice achevée.

II. — LE CYCLE NIDIFICATEUR « MOYEN » DE LIRIS NIGRA

La période reproductrice du *Liris* est marquée par l'avènement d'un « cycle nidificateur », ensemble d'activités à déroulement cyclique défini, dans lequel vient prendre place la ponte de la Guêpe.

L'ordre de succession des activités de la Guêpe nidifiante, bien que remarquablement constant en moyenne, et surtout dans son mode d'apparition *spontané*, n'est toutefois pas fatalement déterminé; diverses influences *externes* peuvent modifier *secondairement*, entre certaines limites, mais parfois profondément, le cours de la nidification « moyenne ».

Cependant, l'étude statistique des modalités et conditions d'exécution de nombreuses nidifications nous a permis de dégager la notion d'un « cycle nidificateur moyen » ou « normal ». C'est celui qui apparaît, ou qui a le plus de chances d'apparaître, pour les conditions externes et internes à la Guêpe les plus fréquemment réalisées, en fonction du hasard et des affinités *spécifiques* du *Liris*, mises en jeu dans le cycle, et si on fait abstraction des variations individuelles ou fortuites.

En nous basant sur l'énumération des différentes activités successives de la Guêpe, observées au cours de la nidification « normale », nous définirons le cycle nidificateur « moyen » (normal) que nous considérons comme typique de l'espèce (1) par la succession chronologique suivante (pour la description, avec quelques détails, des activités autres que la paralysation du Grillon, se reporter aux planches III, IV et V et aux légendes qui les accompagnent).

Creusement d'un terrier (pl. III, fig. 1) (ou simple « adoption » d'un trou ou d'une cavité préexistants : voir STEINER, 1957 : *C. R. Ac. Sci.*, t. 244, pp. 1259-1261; 1818-1820) [« opération » (= paralysation) d'un Grillon (pl. VI à IX); « malaxage » du Grillon (pl. III, fig. 2, 3); transport (pl. III, fig. 4), et introduction du Grillon dans le terrier], x fois par nidification (l'approvisionnement du terrier s'effectuant en général avec *plusieurs* Grillons); préliminaires de ponte (pl. IV, aspect le plus fréquent) [avec malaxage : pl. IV, fig. 1] et ponte (pl. IV, fig. 4); clôture du terrier (pl. V) (2).

Notons que ce cycle ne comporte *pas de clôture temporaire du*

(1) E. P. DELEURANCE (1957), dans son travail sur *Polistes gallicus*, envisage le comportement de la Guêpe comme un phénomène de *fréquence* : cette notion nous paraît également valable en ce qui concerne le cycle nidificateur « moyen » de *Liris*.

(2) Voir aussi : FABRE (1856-1886); FERTON (1901, 1905, 1911); BERLAND (1925, etc.); GRANDI (1929, 1930, 1954, etc.); CARPENTER (1930); STEINER (1957, etc.).

terrier (par de petits cailloux, de la terre, etc.) durant les absences du Sphégide (« chasse », etc.), comme on l'observe couramment chez la plupart des Guêpes prédatrices qui creusent leur terrier *avant* la capture de la proie. Autre particularité : le *Liris* transportant sa proie introduit en général *directement* celle-ci dans le terrier, sans dépôt à l'entrée, ni « visite » du terrier, préalables à l'introduction, comme l'exécutent un grand nombre de Guêpes prédatrices et parfois aussi, mais rarement, *Liris* lui-même.

Mais le cycle nidificateur « normal » que nous venons de définir ne s'établit pas brusquement, sans transition, du jour au lendemain, comme un tout indissociable, lorsque la Guêpe pond pour la première fois, dans sa saison reproductrice. Bien avant cette période, on peut déjà observer certaines de ses activités constitutives, exécutées indépendamment les unes des autres, ou plus ou moins associées déjà entre elles, sans aller toutefois jamais jusqu'à l'exécution du cycle *complet* des activités « nidificatrices ».

Ces « activités prénidificatrices » représentent-elles déjà la première étape de formation du cycle nidificateur à venir, ou leur apparition est-elle totalement indépendante de ce dernier et n'obéit-elle alors qu'à des affinités spécifiques inhérentes au *Liris*, et non forcément en relation d'embrée avec la fonction reproductrice ?

En faveur de l'indépendance des activités prénidificatrices, vis-à-vis de la fonction reproductrice, à ce moment, nous signalerons qu'on peut observer déjà, bien qu'assez rarement, le creusement d'un terrier, la paralysation et le malaxage d'un Grillon (= prise d'aliments ?) *avant le repos hivernal*, c'est-à-dire à un moment où la Guêpe ne semble manifester aucune velléité reproductrice (mais il resterait à prouver que tel est bien le cas). Ces activités pourraient donc avoir, à ce moment, une signification détachée de la fonction reproductrice (« terrier-refuge » ?; « Grillon-aliment » ?), et relevant alors uniquement de la vie végétative de l'Insecte.

Par ailleurs, du point de vue opposé, on assiste souvent à une véritable « construction » du cycle nidificateur, à mesure qu'approche la période reproductrice.

Les diverses activités du cycle futur, plus ou moins indépendantes les unes par rapport aux autres jusque-là (bien que la paralysation et le malaxage paraissent liés entre eux, dès le début), se rassemblent en une succession rythmique, en s'enchaînant peu à peu les unes aux autres, *dans l'ordre de succession caractéristique du cycle moyen futur*. Le thème cyclique se complète au fil des jours; les activités qui apparaîtront en dernier, à mesure qu'approche la période de ponte, sont aussi celles qui sont exécutées en dernier lieu, dans le cycle, lorsque celui-ci a atteint sa version achevée, c'est-à-dire à la première ponte de la Guêpe, qui consacre en principe l'établissement du cycle nidificateur, « en construction », jusque-là.

Si donc l'impulsion reproductrice n'est pas forcément à l'origine des diverses activités spécifiques que peut exécuter la Guêpe, du moins,

cette impulsion sert-elle de « ciment » entre les différents actes possibles de la Guêpe; le « cycle nidificateur », en tant que tel, paraissant incontestablement en relation avec la fonction reproductrice.

Le cycle nidificateur une fois établi (période reproductrice), voici schématiquement, d'après l'étude expérimentale, quelques-unes des conditions pour lesquelles on a le plus de chances d'observer une nidification conforme au cycle « moyen », normal :

1° Les conditions *générales* de milieu (température, humidité, photopériodisme, etc.) doivent être *optimales* pour la Guêpe (détails non exposés ici).

2° Certaines conditions *particulières* du milieu doivent être remplies: il faut que le *Liris* trouve dans son environnement tous les éléments (Grillons, terriers, etc.) ayant pour lui une signification réactogène *spécifique* et auxquels il réagit *spontanément*. Ces éléments doivent, de plus, satisfaire à certaines « qualités » (taille des Grillons, structure du sol, etc.) sur lesquelles nous n'insisterons pas.

3° Un certain état général *interne*, ou « état optimal » de la Guêpe, est également requis (intégrité sensorielle, état ovarien, âge, etc.).

4° De plus, des conditions internes *particulières* doivent être réalisées, de telle sorte que les thèmes cycliques spécifiques inscrits dans la Guêpe tendent à se manifester spontanément, la Guêpe se trouvant alors dans les dispositions requises. L'importance de l'état ovarien (maturité de l'œuf) paraît très grande; ce facteur est directement lié à la qualité et à l'intensité de la motivation du *Liris*, directrice des activités de la Guêpe, en exerçant une influence sélective sur ses réceptions sensorielles et ses schèmes moteurs potentiels.

5° Enfin, le déroulement spontané des activités du *Liris* doit être libre de toute entrave inhabituelle, interne ou externe, à la Guêpe. Qu'elle soit de caractère constant ou d'apparition fortuite, toute intervention « insolite » risque de modifier le cours « normal » et moyen du cycle.

Bien d'autres conditions, plus complexes, sont encore requises; nous nous efforcerons de les préciser dans cette étude, au fur et à mesure de nos observations.

Après cet aperçu sommaire du cycle nidificateur moyen dans la vie du *Liris*, revenons à l'étude de la paralysation du Grillon. (Nous avons utilisé exclusivement des larves de *Gryllulus domesticus* dans nos observations et expériences.)

CHAPITRE PREMIER

LES PIQUES ADMINISTRÉES PAR *LIRIS* AU GRILLON

I. — SITUATION DU PROBLÈME

La paralysation de leurs proies par les Guêpes prédatrices a déjà animé bien des polémiques, soulevé bien des problèmes, depuis les observations initiales célèbres de DUFOUR et de FABRE. Nous voudrions illustrer certains aspects moins connus et étudiés de ce problème fort complexe, et apporter ainsi une contribution à sa solution, bien plus que rouvrir à nouveau ces discussions. Rappelons toutefois que ces dernières ont porté essentiellement sur le problème de la *précision* et de la *constance* des piqûres infligées et sur l'interprétation de leurs effets sur la proie (voir par ex. RABAUD, ROUBAUD, HOLLANDE, MOLLITOR, etc.).

Grâce à la possibilité d'étudier de nombreux cas, d'une part, aux conditions favorables dont nous avons pu bénéficier en élevages de laboratoire, d'autre part, il nous a été possible de faire largement la part des variations fortuites, accidentelles, inévitables; celles-ci peuvent masquer normalement, plus ou moins profondément, l'aspect moyen, fondamental, du phénomène et en obscurcir l'interprétation en dispersant les résultats obtenus et en leur donnant une apparence anarchique.

Ce comportement, débarrassé des éléments fortuits, n'en reste pas moins complexe; ses aspects peuvent varier au gré de multiples changements intervenant dans les conditions où se place l'action; conditions aussi bien internes à la Guêpe que liées au milieu dans lequel évolue l'Hyménoptère.

Nous avons acquis ainsi la conviction que l'étude de la paralysation ne pouvait être dissociée de celle du cycle nidificateur tout entier du *Liris*; mais une telle étude n'est malheureusement pas possible ici. Aussi nous n'envisagerons que les aspects du cycle nidificateur indispensables à la bonne compréhension des phénomènes impliqués dans le déroulement de la paralysation du Grillon par *Liris*.

Les faits bruts observés ou les résultats obtenus seront séparés, autant que possible, de l'interprétation que nous avons estimé devoir leur donner, afin de permettre à chacun de considérer le problème en

fonction de ses propres idées ou de son point de vue. Nous n'avons cependant pas la prétention d'avoir touché ainsi à l'objectivité parfaite; nos observations ayant certainement dû subir des influences subjectives !

Spécifions aussi expressément qu'il ne nous est pas possible et que nous n'envisagerons pas, dans le cadre limité de cette étude, de confronter systématiquement nos résultats et nos observations avec les nombreux travaux et théories déjà consacrés au comportement animal, instinctif en particulier.

II. — CARACTÉRISTIQUES PRINCIPALES DES PIQÛRES INFLIGÉES PAR *LIRIS NIGRA* AUX GRILLONS

Dans ce chapitre ont été rassemblées toutes les données relatives aux piqûres, prises dans leur ensemble; elles ont été relevées sur des centaines de Grillons paralysés. L'étude de détail du mode d'exécution de la paralysation elle-même fera l'objet du chapitre II.

1° Etude des marques laissées par l'aiguillon sur les téguments de la proie.

L'aiguillon du *Liris*, en pénétrant dans le corps du Grillon, laisse une trace superficielle minuscule, absolument invisible immédiatement après la paralysation, mais qui apparaît, une ou plusieurs heures après celle-ci, sous forme d'un point noirâtre, petit, mais bien net.

Grâce à l'existence de ces traces matérielles des coups d'aiguillons, nous avons pu étudier statistiquement la localisation *externe* des piqûres sur un nombre très élevé de Grillons paralysés, ce qui permet d'éliminer les irrégularités accidentelles des observations isolées.

A. — LOCALISATION DES MARQUES EXTERNES LAISSÉES PAR L'AIGUILLON

Une première constatation s'impose : *seules les régions thoracique et céphalique du Grillon, et seulement leur face ventrale ou latéro-ventrale, portent des traces de piqûres* (ces surfaces sont schématisées sur le tableau I, pages 12, 13). La localisation des traces laissées par l'aiguillon (représentée en rouge sur le tableau I) a été facilitée par un quadrillage recouvrant ces surfaces. Précisons encore les règles de localisation des piqûres :

Toutes les traces de piqûres sont situées sur des membranes molles

et souples intersegmentaires (surfaces en rose, sur les figures du tableau I), à l'exclusion des régions chitinisées.

Dans une certaine mesure, les traces de piqûres se rassemblent surtout dans les *plis, sillons, des membranes molles* (représentés par des traits discontinus rouges sur les figures du tableau I), ou autour des diverses sculptures ou « accidents » tégumentaires.

B. — DISCUSSION DE LA LOCALISATION DES MARQUES EXTERNES LAISSÉES PAR L'AIGUILLON

La localisation constante et exclusive de toutes les traces de piqûres sur les membranes molles intersegmentaires du corps du Grillon, pourrait s'expliquer facilement si l'on considère que l'aiguillon de la Guêpe ne peut traverser que ces zones de moindre résistance de la proie.

L'explication, cependant, n'est pas suffisante, car les parties molles, lorsqu'elles sont situées sur les régions dorsale ou ventrale et même en certains endroits de la partie ventrale thoracique, ne reçoivent *jamais* de piqûres, bien que la Guêpe les rencontre et les explore fréquemment de son extrémité abdominale, durant la paralysation, sans toutefois chercher aucunement à les transpercer de son aiguillon, alors qu'elle le pourrait sans nul doute.

La condition « *membrane molle intersegmentaire* » paraît donc nécessaire, mais elle n'est pas suffisante pour assurer le déclenchement des piqûres du *Liris* : seules certaines de ces membranes, que nous appellerons désormais les « *aires de piqûres* », ont le pouvoir de déclencher les piqûres du *Liris*.

La répartition des piqûres ne se fait donc point *au hasard* sur le corps du Grillon, ni sur les différentes membranes souples intersegmentaires de la proie. Bien plus encore, elle ne s'y fait pas davantage à l'intérieur même de chacune des « *aires de piqûres* », comme le révèle l'étude des variations de *densité* des traces, dans ces aires.

C. — VARIATIONS DE DENSITÉ SUR CHAQUE AIRE DE PIQÛRES DES TRACES EXTERNES LAISSÉES PAR L'AIGUILLON

a) *Délimitation des différentes « aires de piqûres » ; variations de densité des traces de piqûres à leur intérieur.* — Douze aires de piqûres se disputent toutes les traces de piqûres relevées sur le corps de centaines de Grillons piqués (nous les avons délimitées approximativement par des lignes jaunes interrompues de points, sur le tableau I : p. 12, 13). Mais en réalité, il n'existe que *six aires de piqûres différentes, homologues, deux à deux, par symétrie, de part et d'autre de la ligne médiane ventrale du Grillon.*

Nous leur avons attribué les symboles suivants (en allant de l'arrière vers l'avant du Grillon et représentés en jaune) : *Ia, Ib, IIa, IIb, III, IV* : nous les utiliserons désormais (les aires *IV* et *IIb* ne sont pas visibles sur les vues de profil du tableau I : figures *B, C, D*).

On ne peut manquer de s'apercevoir, en étudiant le relevé des traces de piqûres, dans chaque aire (en rouge sur le tableau I) que la *densité* (concentration) des traces *décroît* grossièrement (plus ou moins régulièrement et rapidement, suivant l'aire considérée) à mesure qu'on s'éloigne d'un certain point, où la concentration est maxima, et en allant vers les régions « périphériques » de l'aire. Les traces de piqûres s'ordonnent donc sur chaque aire, et grossièrement, suivant un « gradient de dispersion » « centrifuge » à partir du point signalé que nous appellerons le « point caractéristique » de l'aire. La concentration des traces est souvent telle, au voisinage de ce point, que nous avons été obligé de reporter les « secteurs » correspondants du quadril-

TABLEAU I

ETUDE DE LA RÉPARTITION DES TRACES EXTERNES DE PIQÛRES
SUR LE CORPS DU GRILLON (*Gryllulus domesticus*).

FIG. A. — Vue ventrale des régions touchées par les piqûres. Elles ont été arbitrairement subdivisées en « secteurs », par un quadrillage numéroté.

FIG. B, C, D. — Vues de profil des régions touchées par les piqûres (seul le côté gauche a été représenté).

B : zone en arrière des pattes antérieures.

C : zone en arrière des pattes moyennes et en avant des pattes postérieures.

D : zone en arrière des pattes postérieures.

FIG. A', A'', B', C', D'. — Schémas indiquant la position des pattes correspondant aux figures et permettant de dégager au maximum les régions touchées par les piqûres.

Parties molles intersegmentaires = surfaces en rose.

Plis, sillons, « accidents », marqués en traits rouges interrompus.

Explications complémentaires dans le texte.

Le relevé des traces externes de piqûres, effectué sur de nombreux Grillons, correspond aux parties en rouge.

Les signes différents signalent des différences dans la *taille moyenne des Grillons piqués* (triangles : 7 mm et au-dessous; croix : 7 à 9 mm environ; points : 9 à 13 mm; carrés : 13 mm et au-dessus). Les *secteurs à forte concentration de piqûres* (carrés rouges hachurés) ont été reportés, agrandis, à droite (les secteurs *gauches*, seuls, sont représentés : ils portent les données recueillies dans les deux secteurs symétriques : les régions à fines hachures sont inaccessibles à l'aiguillon du *Liris*; les plis, sillons, y ont également été reportés).

Pour chaque aire, le *secteur caractéristique* (concentration la plus forte) porte des hachures *croisées*; sa version agrandie est en traits *épais* et contient un petit cercle qui symbolise le « *point caractéristique* » idéal de l'aire considérée.

En *jaune* : les différentes « aires de piqûres », leur délimitation approximative (lignes interrompues de points) et leurs symboles (chiffres et lettres jaunes).

éc. : « *écusson métasternal* »; celui-ci est représenté avec ses bords soulevés vers le haut (par une agrafe : *agr.*), pour dégager les membranes molles qu'il masque en position normale.

Fig. A

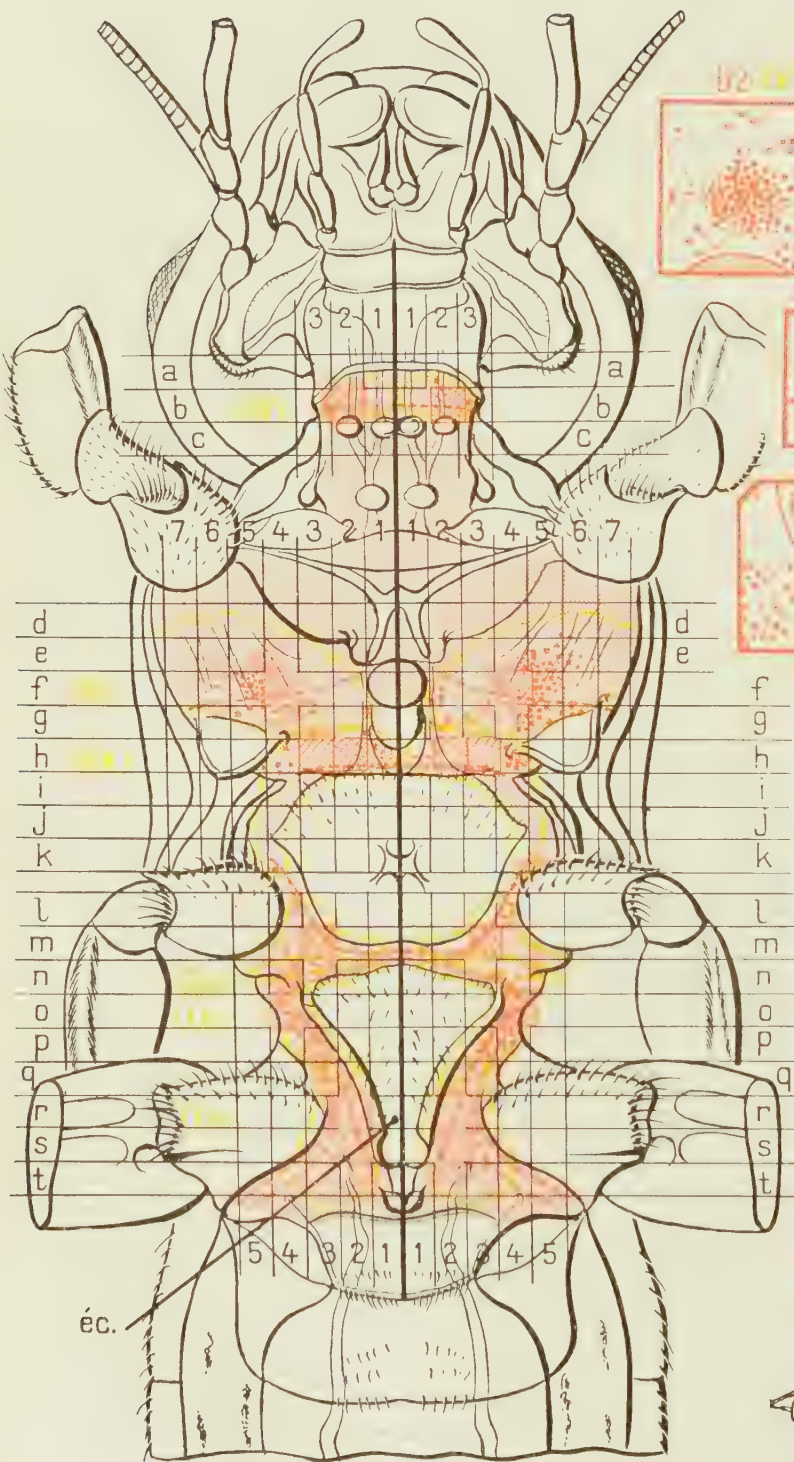


Fig. A'

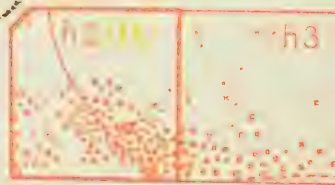


Fig. A''



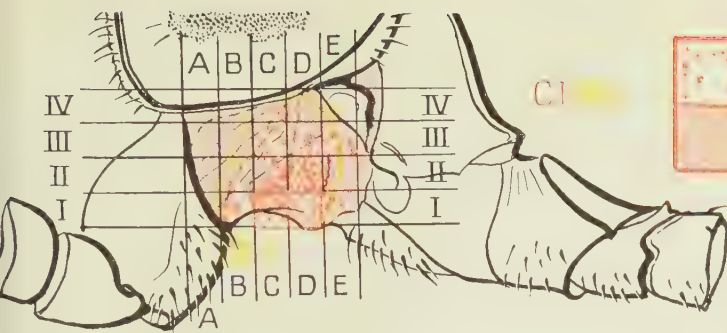


Fig. B



CI



Fig. B'

Fig. C

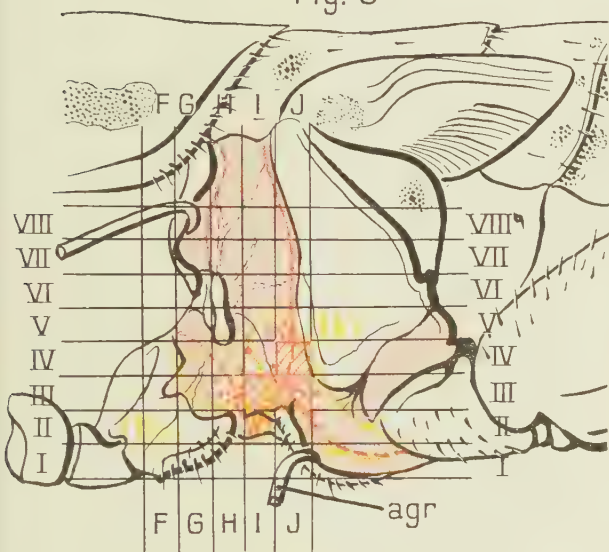
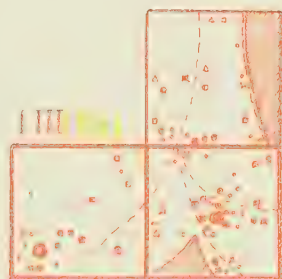


Fig. C'



J IV

J III

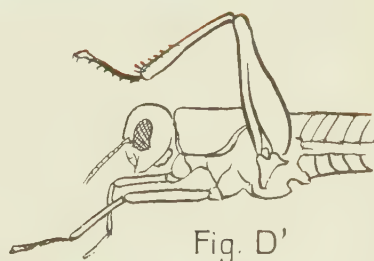
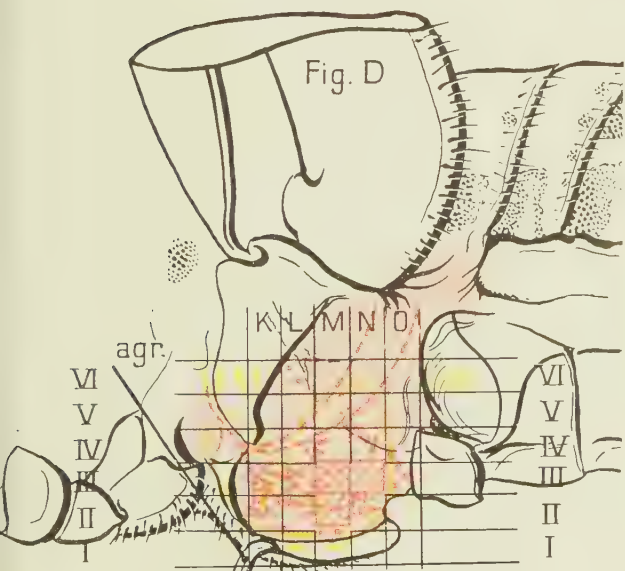


Fig. D'



N III

M II

lage, à une plus forte échelle, en marge et à droite des vues d'ensemble du tableau I (seul le secteur *gauche* a été représenté, agrandi; toutes les données recueillies dans les *deux* secteurs symétriques y ont été réunies).

Le secteur de chaque aire, dans lequel nous avons enregistré la plus forte concentration (il est figuré en traits rouges *épais* dans la version agrandie, et en hachures *croisées*, sur les vues d'ensemble), sera appelé le « *secteur caractéristique* » de l'aire considérée; c'est lui qui contient le « *point caractéristique* » de cette aire (ce dernier est figuré par un petit cercle rouge dans chaque « *secteur caractéristique* » agrandi et représente donc un véritable « *centre de dispersion* » pour les piqûres de l'aire considérée).

Nous indiquons rapidement ici comment ont été étudiées, par la méthode graphique, les variations de densité (concentration) des traces de piqûres, dans chaque aire; c'est à partir de ces données que nous avons déterminé et défini les « *secteurs caractéristiques* » des aires.

Les résultats sont consignés dans les tableaux II et III (pages 16, 17) : les subdivisions du quadrillage de repérage y ont été reportées : dans le sens transversal du Grillon (lettres), sur l'axe X; dans le sens longitudinal (chiffres) sur l'axe Z; on lit le nombre de traces de piqûres relevées dans chaque secteur, sur l'axe Y (hauteur des colonnes).

Il est à noter qu'on retrouve sensiblement, dans ces histogrammes, la distribution *symétrique*, déjà signalée, des traces de piqûres (par rapport à la ligne médiane ventrale du Grillon), relevées, d'une part, dans le secteur gauche (partie noire des colonnes), d'autre part, dans le secteur symétrique droit (partie blanche des colonnes).

Mais on constatera que les différents « *secteurs* » du quadrillage (voir tableau I) représentent des surfaces membraneuses souples de valeur très inégale; car certaines portions de secteurs tombent en-dehors du contour du Grillon; d'autres empiètent sur des parties chitinisées invulnérables, ou englobent des surfaces membraneuses qui ne sont pas parallèles au plan de figure. Aussi, pour représenter la concentration *réelle* des traces (nombre par unité de surface), les valeurs trouvées dans chaque secteur doivent-elles être corrigées en fonction de la surface *réelle* de membrane que représente chaque secteur du quadrillage.

Ces nouvelles valeurs obtenues, ont été reportées, en traits *interrompus*, sur les colonnes des histogrammes (sauf lorsque le coefficient est égal à un, ce qui ne modifie pas la valeur primitive.)

Dans chaque aire (dont les délimitations ont été reportées, en hachures de types divers, sur les tableaux II et III), on peut suivre facilement la décroissance de densité des piqûres (hauteur des colonnes) à mesure qu'on s'éloigne des « *secteurs caractéristiques* » à concentration maxima.

Finalement, d'après les données des histogrammes, nous retenons les secteurs suivants comme « *caractéristiques* » des différentes aires :

SECTEURS CARACTÉRISTIQUES			AIRES CORRESPONDANTES
<i>Tableau II - Tableau III</i>			
s2	=	M III	<i>Ia</i>
o4	=	J III	<i>Ib</i>
m3	≠	I III	<i>IIa</i>
h2			<i>IIb</i>
f4	=	C I	<i>III</i>
b2			<i>IV</i>

(En réalité, le secteur I III, des vues de profil [tableaux I et III] exceptionnellement, ne coïncide pas avec le secteur *m3*, de la vue ventrale. Deux secteurs caractéristiques existeraient donc pour l'aire *IIa* ? En réalité, nous pensons que c'est plutôt *m3* qui doit être retenu.)

En résumé, l'étude globale des traces externes de piqûres, relevées sur le corps de centaines de Grillons paralysés par *Liris*, permet d'affirmer que la localisation *externe* des piqûres peut être représentée idéalement et fondamentalement par la répartition, sur le corps du Grillon, de six « points caractéristiques » à situation définie, tous situés sur les seules membranes souples, ventrales thoraco-céphaliques qui aient le pouvoir de déclencher des piqûres : les « aires de piqûres » ; c'est autour de ces six points fondamentaux que s'éparpillent plus ou moins régulièrement et largement toutes les piqûres que nous avons relevées ; le phénomène essentiel et primaire est bien la répartition quasi punctiforme de toutes les piqûres, sur l'aire de piqûres, car nous avons pu mettre en évidence l'existence d'un certain nombre de facteurs responsables de la « dispersion centrifuge » des traces de piqûres constatée, autour des « points caractéristiques ».

b) Etude sommaire de l'influence de quelques facteurs sur la répartition et la dispersion des piqûres autour des « points caractéristiques ».

— *La conformation morphologique des aires de piqûres* : on remarque (voir parties rouges du tableau I) que le « faisceau de dispersion » des traces de piqûres autour de chaque « point caractéristique » épouse sensiblement la forme et les accidents de la région tégumentaire du Grillon sur laquelle est située l'aire de piqûres considérée : il est allongé lorsque la membrane molle est allongée (aire *Ia*) ; il vient buter contre les boucliers chitinisés qu'il rencontre et les contourne (aire *Ib*), suit les plis des membranes (aire *IIb*), s'étend au contraire largement et « librement » lorsque s'offre à lui une zone membraneuse vaste et uniforme (aire *III*). Et surtout, on constate que la dispersion des piqûres est d'autant plus réduite que le « point caractéristique » de l'aire est situé sur une portion du Grillon mieux définie et délimitée morphologiquement (par des sculptures, accidents, tubercules, etc.) : voir par exemple le point caractéristique de l'aire *IV*.

La conformation même des régions du Grillon portant les aires de

TABLEAU II

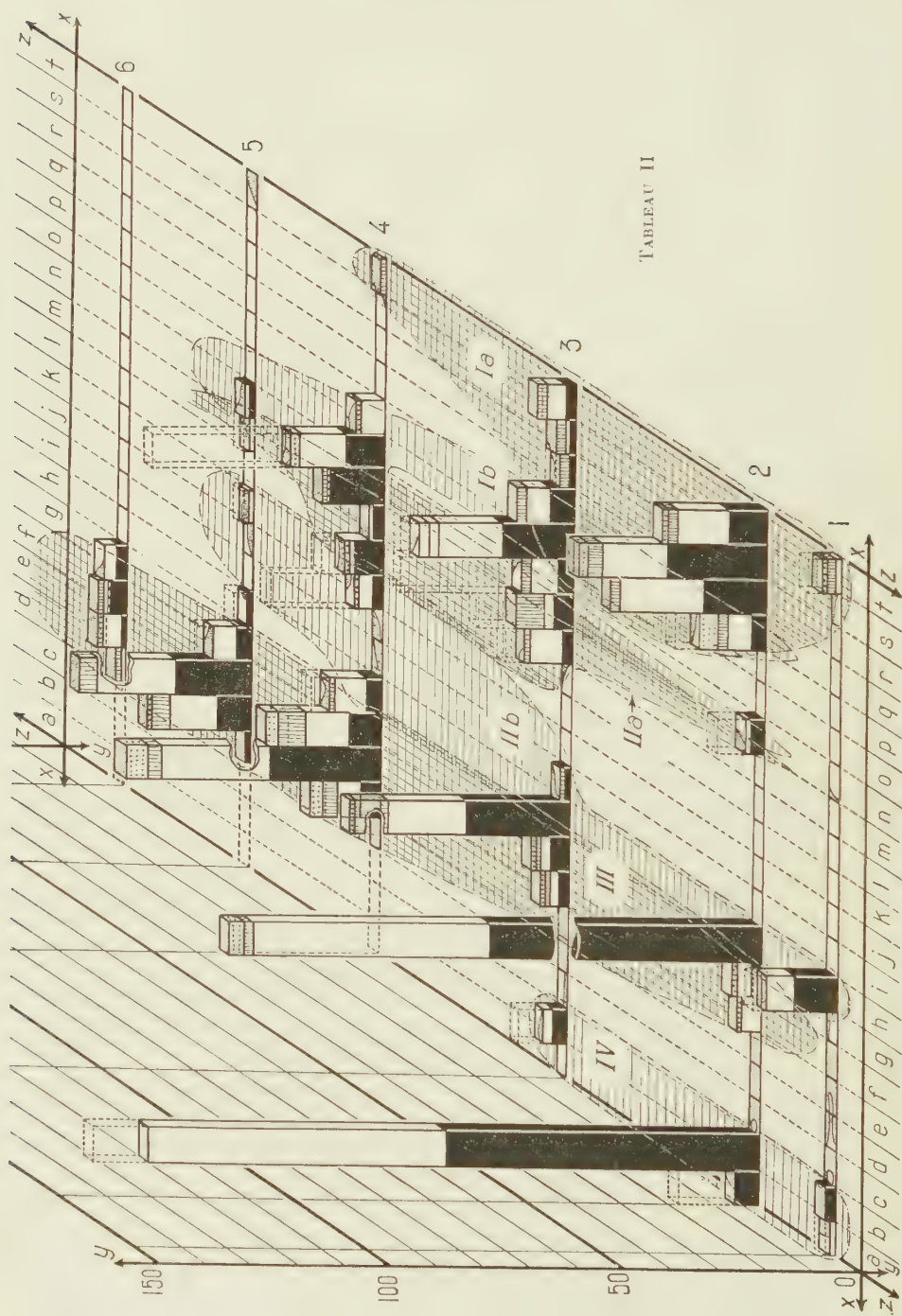
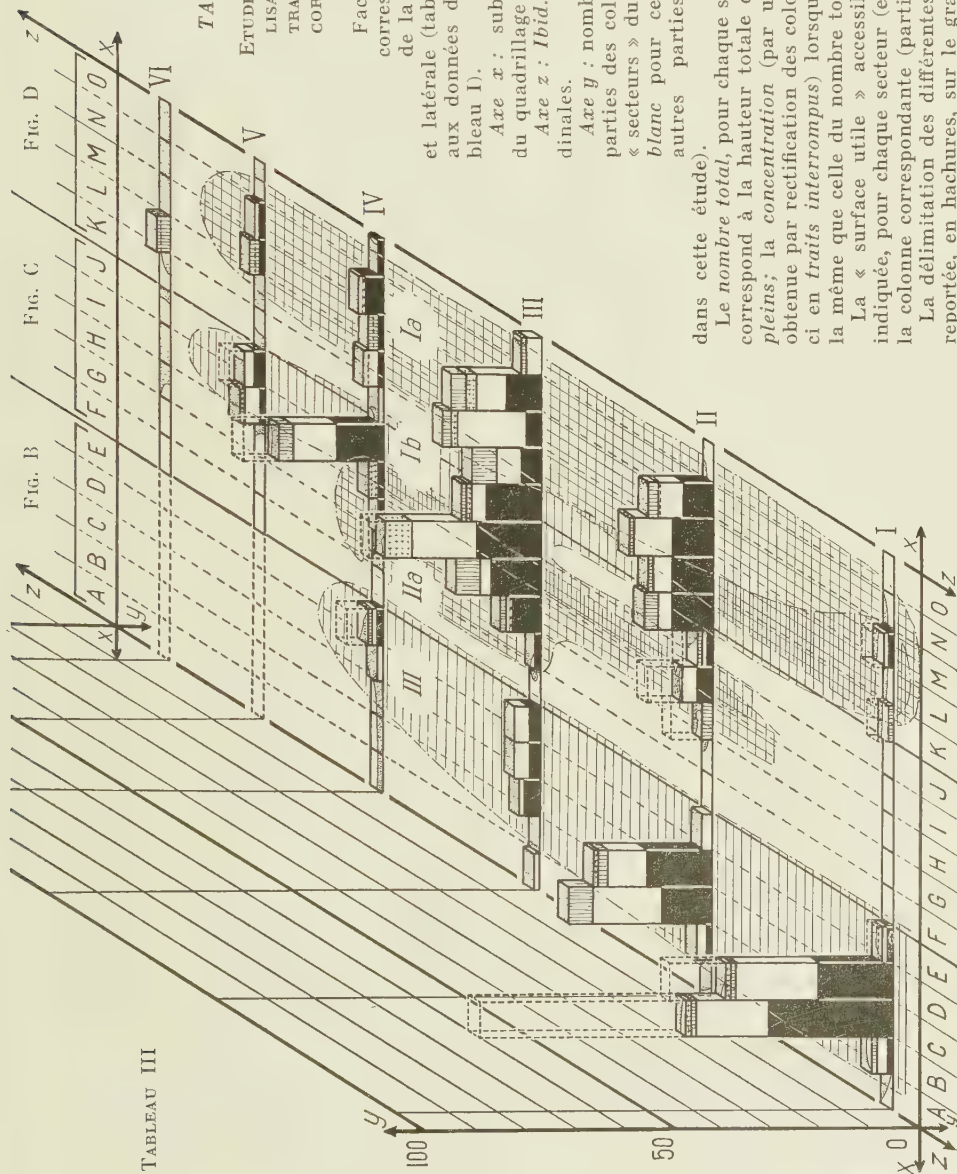


TABLEAU III



TABLEAUX II ET III

ETUDE GRAPHIQUE DE LA LOCALISATION ET DE LA CONCENTRATION DES PIQÛRES SUR LE CORPS DU GRILLON.

Faces: ventrale (tableau II, correspondant aux données de la figure A, du tableau I) et latérale (tableau III, correspondant aux données des figures B, C, D, tableau I).

Are x: subdivisions transversales du quadrillage du tableau I.

Are z: *Ibid.*: subdivisions longitudinales.

Are y: nombre de piqûres relevées: parties des colonnes en noir pour les « secteurs » du côté gauche; parties en blanc pour ceux du côté droit (les autres parties n'interviennent pas dans cette étude).

Le nombre total, pour chaque secteur (droit + gauche), correspond à la hauteur totale de la colonne, en traits pleins; la concentration (par unité de surface) a été obtenue par rectification des colonnes (parties de celles-ci en traits interrompus) lorsque la valeur n'était pas la même que celle du nombre total de piqûres.

La « surface utile » accessible à l'aiguillon a été indiquée, pour chaque secteur (en grisé), au sommet de la colonne correspondante (partie « horizontale »).

La délimitation des différentes aires de piqûres a été reportée, en hachures, sur le graphique.

piqûres exerce donc incontestablement une influence sur la répartition des piquûres et leur concentration autour des « points caractéristiques ».

En somme, tout semblerait se passer comme si la Guêpe était en mesure de placer ses coups d'aiguillon avec d'autant plus de précision que la région du Grillon portant l'aire de piquûres considérée offre des « repères » morphologiques externes plus précis (nous verrons cette notion confirmée et précisée dans la partie expérimentale de ce travail : chapitre III). Ces « repères », propres à chaque aire, sembleraient donc avoir une valeur significative précise pour la Guêpe.

La taille du Grillon : lorsque les Grillons paralysés sont de *forte taille*, on note fréquemment des anomalies sensibles par rapport à la répartition moyenne des piquûres. Celles-ci apparaissent sur les figures du tableau I où les traces de piquûres ont été représentées, en rouge, par des symboles différents suivant la taille des Grillons piqués. L'écart est d'autant plus grand par rapport aux normes moyennes que la taille des Grillons est elle-même plus éloignée de sa valeur moyenne. Les traces se situent alors souvent dans des secteurs inhabituels, comme par exemple, *f2-g2* (aire III); *b3* (aire IV), etc. Parfois même, le « point caractéristique » tend à se *déplacer*, en fonction de la taille des Grillons piqués (voir par exemple dans l'aire *IIf*).

L'influence de la taille des Grillons piqués, sur la répartition des piquûres, est étudiée graphiquement (pour chaque « secteur » du quadrillage), dans le tableau IV (page suivante), qui reprend les élé-

TABLEAU IV

ETUDE GRAPHIQUE DE L'INFLUENCE DE LA TAILLE DES GRILLONS PIQUÉS,
SUR LA DISPERSION DES PIQÛRES

Pour la graduation des axes, voir légende des tableaux II et III, p. 16 et 17.

Les subdivisions des colonnes correspondent à des différences de taille des Grillons piqués :

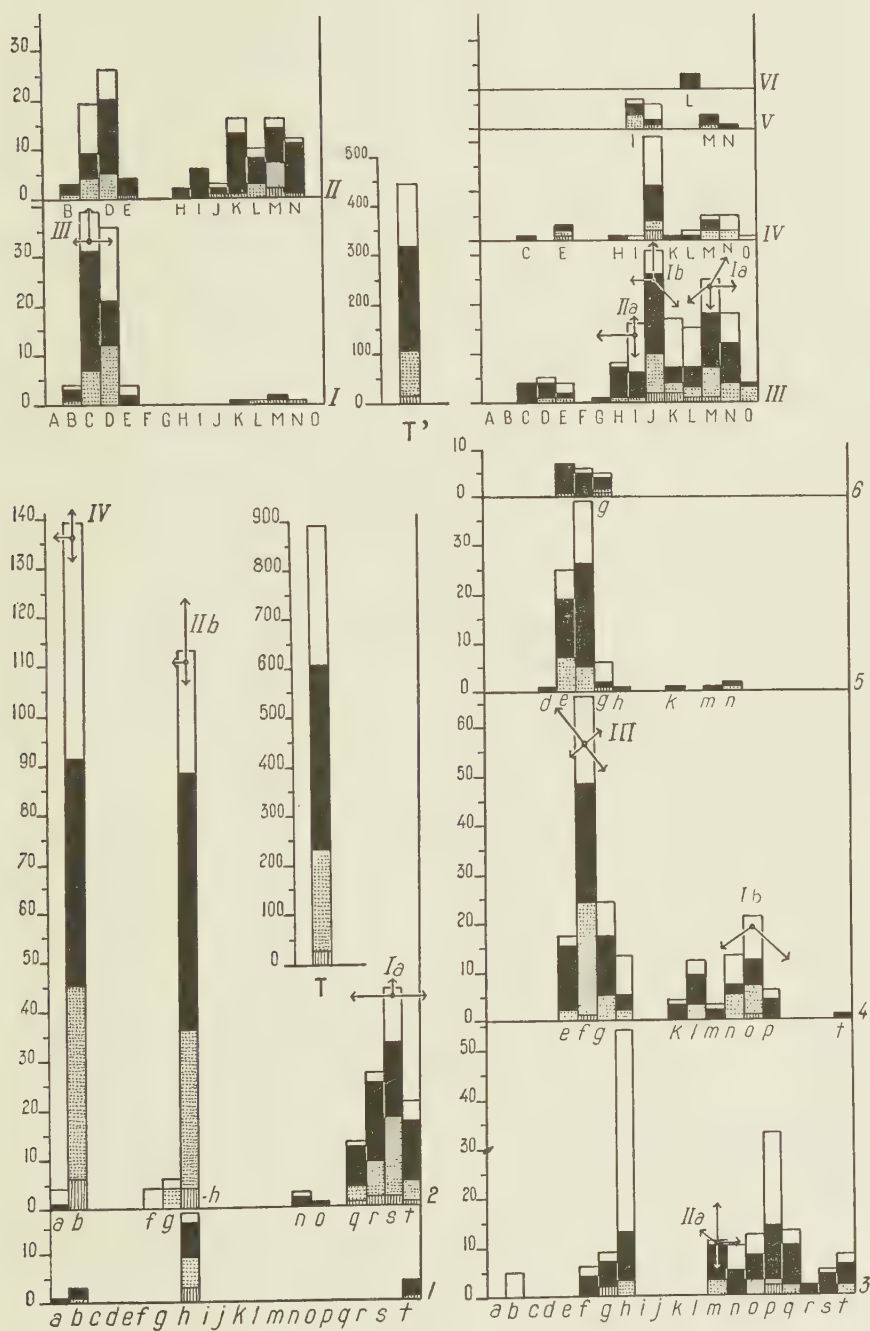
- 7 mm et au-dessous : parties en hachures verticales;
- 7 à 9 mm environ : parties en pointillé;
- 9 à 13 mm environ : parties en noir;
- 13 mm et au-dessus (tailles extrêmes) : parties en blanc.

Colonnes T et T' : proportions-étalons de comparaison. Les colonnes correspondant aux secteurs caractéristiques sont marquées du symbole de l'aire de piquûres qu'elles représentent et portent à leur sommet un petit cercle symbolisant le « point caractéristique » d'où partent des flèches : les « directions principales de dispersion des piquûres »; la longueur des flèches est proportionnelle à l'importance de la dispersion dans la direction considérée.

Suivant que la flèche est horizontale ou verticale, on cherchera les secteurs jalonnant cet axe de dispersion sur le *même* histogramme que le secteur caractéristique considéré (premier cas) et juste à sa droite ou à sa gauche (suivant la direction de la flèche), ou sur les histogrammes successifs, immédiatement au-dessus ou au-dessous de lui (suivant que la flèche est dirigée verticalement vers le haut ou le bas), et au même niveau (lettre) que lui.

Explications complémentaires dans le texte.

TABLEAU IV



ments des tableaux II et III : les piqûres ont été séparées en catégories, basées sur la taille des Grillons sur lesquels elles ont été relevées. La proportion idéale entre ces différentes catégories est représentée par une « colonne-étalon » (T et T') pour chacune des deux familles d'histogrammes; cette colonne totalise toutes les piqûres relevées, dans chaque catégorie.

La comparaison individuelle des colonnes des histogrammes avec la « colonne-étalon » correspondante permet de déterminer laquelle des catégories est éventuellement « avantagée » ou « désavantagée » dans le secteur du quadrillage considéré.

Cette comparaison est particulièrement instructive le long des axes principaux de dispersion des piqûres représentés sur le tableau IV par des flèches de longueur proportionnelle à l'importance de la dispersion à partir des « points caractéristiques » de chaque aire (symbolisés sur le tableau IV par de petits cercles placés au haut des colonnes relatives aux « secteurs caractéristiques », et d'où partent les « flèches de dispersion »). On constate alors nettement, aux variations de détail près, que si, pour les secteurs caractéristiques, la proportion relative entre les diverses catégories de piqûres se situe sensiblement autour de la « proportion-étalon » (T ou T') (sauf pour I III, secteur caractéristique incertain), elle penche nettement, et de plus en plus, en faveur des catégories de taille extrême (parties de colonnes en blanc), à mesure qu'on s'éloigne de ces secteurs, en passant par les secteurs successifs qui jalonnent les axes principaux de dispersion; et ce, au détriment des catégories correspondant aux tailles moyennes de Grillons (parties de colonne en noir et en grisé). Cette variation est particulièrement nette dans l'aire IIb : il suffit, pour s'en convaincre, d'y comparer les proportions relatives, dans les secteurs $h1$, $h2$, $h3$, $h4$, qui jalonnent l'axe principal de dispersion, dans cette aire.

Les variations de taille des Grillons piqués (surtout dans la mesure où elles sont extrêmes) sont donc à l'origine d'une part importante de la dispersion des piqûres, autour des « points caractéristiques », telle qu'elle apparaît en rouge sur les figures du tableau I, relatives à un lot de Grillons de tailles hétérogènes.

De quelle manière les variations de taille du Grillon interviennent-elles dans la dispersion des piqûres ? De prime abord, et l'observation le confirme, la vigueur des réactions qu'oppose le Grillon à la Guêpe (et qui croît proportionnellement à la taille des Grillons piqués) représente certainement un élément perturbateur de la précision du coup d'aiguillon de *Liris*, si l'on en juge par les difficultés qu'éprouve la Guêpe à paralyser les Grillons de très forte taille.

Les variations de taille du Grillon paraissent pouvoir influencer aussi d'une autre façon (plus « mécanique » ou automatique) la localisation des piqûres. En effet, lorsque *Liris* inflige des piqûres dans l'aire IIb par exemple, nous avons pu observer les faits suivants : en « bouclant » son corps autour de Grillons de taille croissante, *Liris* ne parvient à atteindre, avec son extrémité abdominale, qu'un point de

plus en plus éloigné de la ligne médiane ventrale du Grillon (done du « secteur caractéristique », $h2$, situé à son voisinage). Les piqûres (ainsi que l'extrémité abdominale du *Liris*) sont alors « rejetées » de plus en plus vers l'extérieur occasionnant une dispersion « centrifuge » qui est très réduite si les Grillons fournis sont de taille *homogène*. Nous ne savons pas dans quelle mesure ce dernier facteur intervient dans la dispersion sur les autres aires de piqûres, mais son action n'est sans doute pas négligeable.

Les réactions d'opposition du Grillon perturbent beaucoup la précision des coups d'aiguillon, l'extrémité abdominale du *Liris* étant constamment déviée par les réactions violentes du Grillon.

L'étude de l'administration des différentes piqûres paralysatrices de la Guêpe au Grillon est particulièrement suggestive à cet égard : l'ampleur et la violence des réactions globales que le Grillon est capable d'opposer au *Liris diminuent*, en effet, à mesure que de nouvelles piqûres sont infligées; or, corrélativement, la précision du coup d'aiguillon *croît* nettement de la première à la dernière des piqûres (compte tenu des autres facteurs en jeu).

Sachant que *quatre* piqûres sont données successivement (nous sommes obligés d'anticiper sur le chapitre suivant), dans un ordre moyen déterminé, sur les aires suivantes : *Ia, III, IIb, IV*, on constatera facilement (sur le tableau *II*, par exemple) que, grossièrement, la concentration des piqûres augmente notablement et progressivement en passant de la première à la dernière de ces aires; c'est-à-dire que les colonnes correspondant aux « secteurs caractéristiques », à concentration maxima des piqûres ($s2$ = aire *Ia*; $f4$ = aire *III*; $h2$ = aire *IIb*; $b2$ = aire *IV*), se détachent de plus en plus nettement des colonnes voisines correspondant aux secteurs environnants.

Les réactions de défense que le Grillon oppose normalement à la Guêpe constituent donc un autre élément important intervenant dans la dispersion des piqûres, autour des « points caractéristiques ».

Les différences individuelles : en observant de nombreuses paralysations, on est frappé par l'originalité avec laquelle certaines Guêpes infligent leurs piqûres aux Grillons, lesquelles sont fréquemment, et plus ou moins constamment, localisées dans des « secteurs périphériques » nettement inhabituels et détachés du faisceau moyen de dispersion des piqûres : $b3$, $a2$, $n3$, par exemple. Or, statistiquement parlant, les piqûres ont une chance infime de se situer, par le seul fait du hasard, plusieurs fois de suite dans un même secteur inhabituel, pour une même Guêpe; c'est pourtant ce que l'on observe souvent, citons quelques exemples : sur cinq piqûres trouvées dans le secteur $b3$, *trois* sont dues à la même Guêpe (n° 232). Des cinq piqûres relevées en $a2$, *deux* proviennent de la Guêpe n° 201. En $n3$, sur dix piqûres, *cinq* reviennent à la seule Guêpe 201. Enfin, sur quatre piqûres relevées dans le secteur $f2$, très nettement « anormal » par rapport à la

dispersion moyenne dans l'aire de piqûres *III*, trois piqûres sont l'œuvre d'une même Guêpe.

Les variations individuelles contribuent donc nettement à étaler les faisceaux de dispersion des piqûres.

Compte tenu des diverses causes de dispersion des piqûres, et en se basant sur l'étude des traces superficielles laissées par l'aiguillon, on peut donc affirmer que le phénomène étudié est remarquablement précis dans son essence même, bien plus encore que dans les faits observés eux-mêmes, qui portent déjà la marque des multiples facteurs perturbateurs externes et internes qui ont agi sur la Guêpe.

On peut considérer que toutes les piqûres d'une même aire tendent idéalement à converger vers le « point caractéristique » de l'aire, lorsque l'influence des facteurs perturbateurs est réduite au minimum : c'est le cas pour l'aire *IV*, par exemple, correspondant à une surface de membrane molle peu étendue, bien délimitée et caractérisée par des « repères morphologiques » précis et nombreux, et qui ne reçoit de piqûres que lorsque le Grillon est pratiquement déjà hors de combat.

Finalement, les règles de localisation *externe* de quelque mille piqûres étudiées sont essentiellement et fondamentalement en rapport avec la position des douze « points caractéristiques », symétriques deux à deux.

De toute évidence, la répartition des membranes molles sur le corps du Grillon ne saurait en aucune manière rendre compte, de manière satisfaisante, à elle seule, du déterminisme de la position de ces points caractéristiques, sur le corps de la proie.

L'étude de la localisation *interne* des piqûres, rendue possible par l'association, à chaque trace externe, de la *direction* dans laquelle le *Liris* a plongé son aiguillon, est peut-être susceptible d'apporter des précisions supplémentaires au problème étudié.

2° *Etude des directions d'introduction du dard dans la proie, à partir des points d'entrée de l'aiguillon.*

L'orientation de l'extrémité abdominale du *Liris*, au moment où sont infligées les différentes piqûres, indique avec une approximation suffisante la *direction* prise par l'aiguillon dans le corps du Grillon (ce que confirme l'observation *directe* de l'aiguillon, parfois visible par transparence, lorsqu'il est introduit « à fleur de peau » dans le Grillon).

Nous avons figuré, en rouge sur le tableau V (p. 24, 25), un échantillonnage de ces directions; celles-ci ont été étudiées sur des clichés photographiques (exemples : planches VI à IX, *c* et *d*; nous les avons représentées par des traits, aboutissant à de petits cercles : les traces externes des piqûres correspondantes).

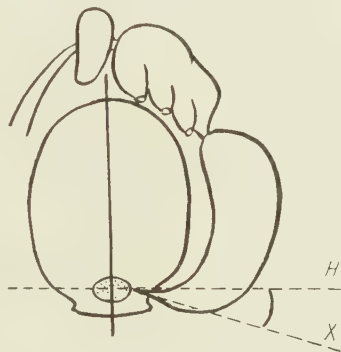
Signalons qu'en réalité il s'agit de la *projection* de ces directions, sur le plan de figure *II*, passant par la face ventrale du Grillon; directions

qui s'écartent de ce plan H d'un certain angle x (voir fig. 1, ci-dessous), *petit et sensiblement constant*, qu'on peut donc négliger sur les vues ventrales.

On constatera d'après cet échantillonnage que, *dans chaque aire de piqûres, l'aiguillon du Liris conserve une direction sensiblement constante ou « direction moyenne », caractéristique de l'aire* : elle est

FIG. 1.

Angle (x) d'introduction de l'aiguillon du « Liris », sensiblement constant, par rapport au plan H , passant par la face ventrale du Grillon (en grisé, position d'un ganglion nerveux du Grillon).



représentée par une flèche jaune aboutissant au « secteur caractéristique » de l'aire, sur la figure *E* du tableau V (voir aussi les clichés *c* et *d* des planches VI à IX).

Finalement, le tableau V résume et condense l'essentiel sur les données relatives aux piqûres que le *Liris* inflige à ses Grillons; il servira d'élément de référence, dans la suite de cette étude.

Nous ajouterons que ce ne sont pas les « réflexes posturaux » de la Guêpe qui assurent quasi-automatiquement la constance des directions caractéristiques de pénétration du dard, dans l'aire de piqûres,

TABLEAU V

ETUDE DE LA LOCALISATION INTERNE DES PIQÛRES

FIG. *E*. — Vue ventrale du Grillon; le système nerveux (en jaune), reproduit à plus forte échelle dans la figure *F* est vu par transparence. La figure porte indication des « secteurs » (petits carrés), des « points » (petits cercles) et des « directions » d'introduction de l'aiguillon, caractéristiques (flèches jaunes aboutissant dans les secteurs). *Partie en rouge. Etude globale des directions de pénétration du dard* (petites droites), à partir de « points d'entrée » variés de l'aiguillon (petits cercles), dans les différentes aires de piqûres (délimitées par des traits interrompus de points).

Ganglions nerveux : *ss-æs.*, sous-œsophagien; *prot.*, *més.*, *mét.*, *pro-*, *méso-*, et *méto-thoraciques*.

FIG. *G*, *H*. — Vues de profil; mêmes conventions (seules les « directions caractéristiques » ont été représentées).

FIG. E.

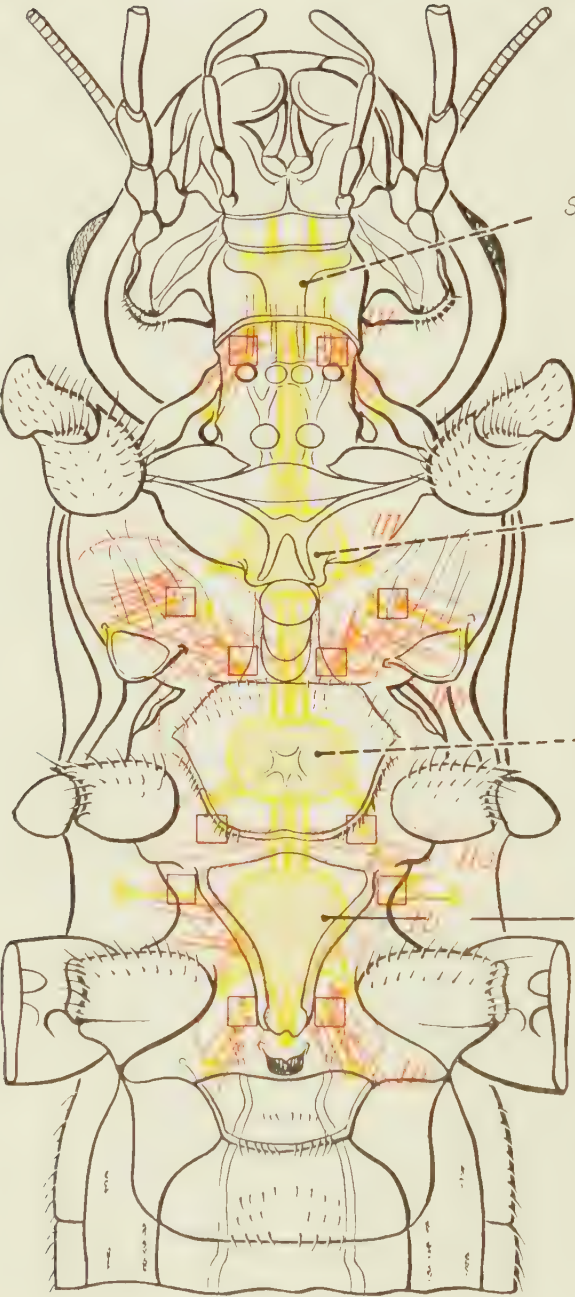


FIG. F.

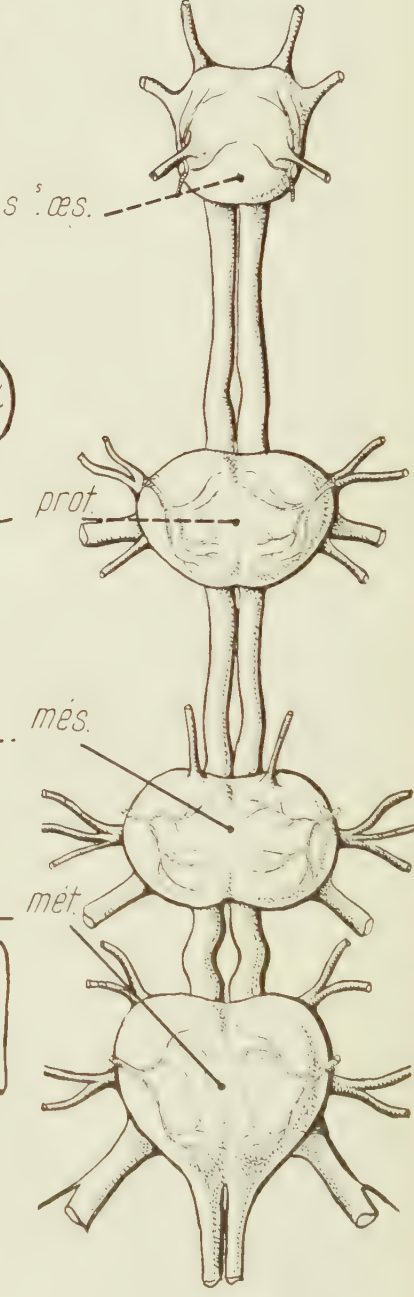
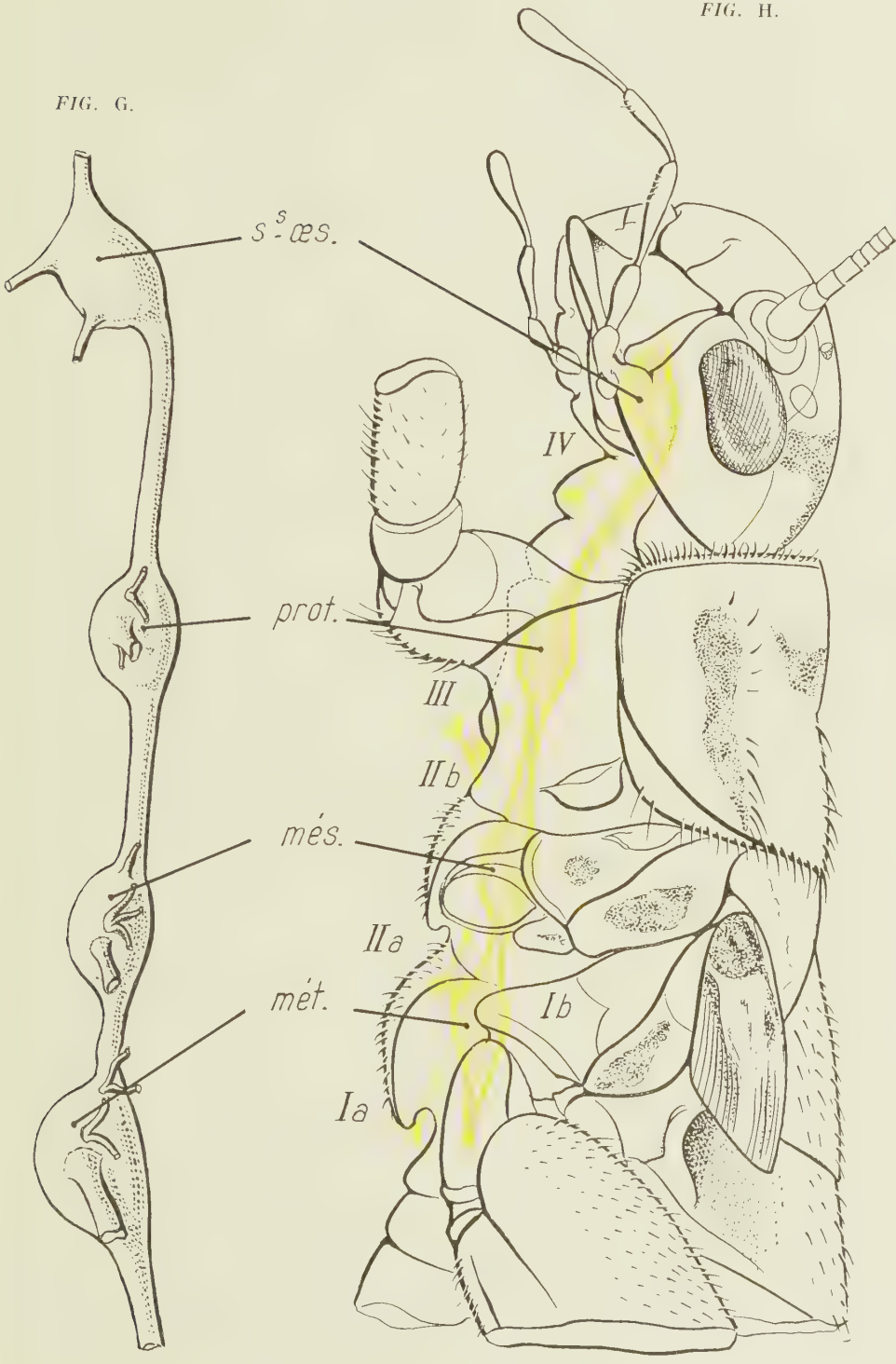


FIG. H.

FIG. G.



bien qu'ils en facilitent incontestablement le maintien et la constance. En effet, on constate que *l'extrémité abdominale* du *Liris*, très mobile et indépendante, prend sensiblement la direction caractéristique de l'aire, en dépit des positions inhabituelles que peut prendre le reste du corps de la Guêpe, au hasard de la lutte avec le Grillon; il suffit, pour s'en convaincre, de comparer entre elles les figures *a* et *b* de la planche VI; 2 (p. 32) et 4 (p. 34), toutes relatives à la même aire de piqûres *Ia*; le mécanisme même du maintien de ces directions caractéristiques ne nous est pas connu, mais nous nous devons d'en signaler l'existence.

Malgré leur proximité (voir aires *III* et *I Ib*), les aires de piqûres (et points caractéristiques correspondants) ont donc bien chacune leur individualité et signification propres, attestées déjà par leurs points caractéristiques distincts, et affirmées encore par leurs « directions caractéristiques » d'introduction de l'aiguillon, variant parfois brusquement d'une aire à l'autre (aires *III* et *I Ib*), mais à nouveau remarquablement *symétriques* deux à deux par rapport à la ligne médiane ventrale du Grillon.

La localisation *interne* des piqûres peut être déduite approximativement de cette étude simultanée des traces externes et directions d'introduction du dard.

3° *Etude de la localisation interne des piqûres, d'après les points d'entrée et les directions d'introduction correspondantes de l'aiguillon.*

Les directions d'introduction caractéristiques de l'aiguillon situent approximativement les régions anatomiques internes du Grillon, touchées par les piqûres (voir tableau V, p. 24, 25). *Dans le sens longitudinal*, ces régions se trouvent sur la ligne médiane ventrale du Grillon, puisque cette ligne représente l'axe de symétrie du système « traces de piqûres + directions caractéristiques »; *dans le sens transversal*, elles se placent aux niveaux successifs, indiqués sur le tableau V par la direction des flèches jaunes symbolisant les « directions caractéristiques » des différentes aires de piqûres; enfin, *en profondeur*, on sait que les régions touchées sont peu éloignées de la paroi ventrale du Grillon puisque l'angle α (fig. 1, p. 23) sous lequel *Liris* introduit son aiguillon, par rapport à cette paroi ventrale, est *faible*.

Pour déterminer la nature de ces régions, il suffit de « creuser », par dissection, dans la paroi ventrale du Grillon, aux endroits indiqués : on y découvre toujours des *ganglions nerveux* (notons que les flèches des aires *Ia* et *Ib* d'une part, *I Ia* et *I Ib* d'autre part, *convergent* sensiblement, deux à deux, vers un seul et même point; elles sont donc couplées chaque fois à un ganglion commun).

La lecture du tableau V matérialise le fait que *toutes les piqûres du Liris convergent sensiblement vers les trois ganglions thoraciques et le ganglion sous-œsophagien de la chaîne nerveuse ventrale du Grillon* (en jaune sur le tableau V).

**4° Relations entre les aires de piqûres
et les ganglions nerveux du Grillon;
constance de ces relations.**

Les faits que nous venons d'exposer nous portent à croire qu'en réalité, *les directions d'introduction de l'aiguillon sont caractéristiques, avant tout, des différents ganglions nerveux du Grillon, auxquels correspond chacune de ces directions bien plus que des aires de piqûres, par elles-mêmes, lesquelles sont donc finalement liées aussi à ces ganglions.*

En effet, les directions *Ia Ib, IIa IIb*, sont caractéristiques, chaque fois, *d'un même ganglion unique* (métathoracique pour les premières, mésothoracique pour les secondes), bien plus que des aires *différentes Ia, Ib, IIa et IIb* en tant qu'entités distinctes.

La subdivision en six entités distinctes des aires de piqûres, points caractéristiques et directions caractéristiques, n'est donc en réalité qu'une simple apparence externe masquant la structure sous-jacente fondamentale déterminante, qui est du type quatre, et s'applique à la position des quatre ganglions nerveux céphalo-thoraciques du Grillon : aussi les aires de piqûres ont-elles été numérotées de *I à IV* et non de *I à VI* : pour la Guêpe, tout se passe, en tout cas, comme si tel était bien le cas, car quatre piqûres différentes sont infligées seulement au cours d'une paralysation « normale, moyenne », et toujours sur quatre aires appartenant à des ganglions différents.

**5° Vérification, par l'étude de l'effet paralyseur des piqûres,
des relations entre les aires de piqûres et les ganglions nerveux.**

Chaque piqûre a sur le Grillon, et de façon constante, une action *paralysatrice immédiate et précise, localisée* (voir plus loin, au chapitre II, p. 31, la description de la paralysation d'un Grillon sous sa forme typique); *cette action est toujours la même pour une piqûre de type donné, c'est-à-dire pour une aire de piqûres déterminée.*

L'effet produit sur le Grillon par chaque piqûre est circonscrit aux seuls appendices directement en relation avec le ganglion nerveux touché; ces appendices, qui sont typiquement une paire (de pattes essentiellement), sont frappés instantanément d'immobilité.

Pour toutes les piqûres observées, nous n'avons jamais constaté que quatre effets paralyseurs différents et non six comme pourrait le

suggérer l'existence de six aires de piqûres, apparemment différentes.

Ces effets intéressent : les pattes postérieures (piqûres *I*, *a* et *b*), les pattes moyennes (piqûres *II*, *a* et *b*), les pattes antérieures (piqûres *III*), enfin, les pièces buccales (piqûres *IV*).

Ces faits confirment entièrement les relations précises supposées, et déduites de l'étude des directions de pénétration de l'aiguillon, entre les aires de piqûres et les ganglions nerveux, ainsi que la constance de ces relations. A la précision remarquable du coup d'aiguillon du *Liris*, s'ajoute donc aussi celle de son effet sur le Grillon.

La paralysie complète du Grillon, qu'on observe après l'administration des différentes piqûres de la Guêpe, est donc, en réalité, une somme de paralysies élémentaires segmentaires, séparées dans le temps et dans l'espace.

6° Discussion de la localisation des traces de piqûres et des relations trouvées entre les aires de piqûres et les ganglions nerveux de la proie.

Si l'on tient compte du faisceau homogène de faits concordants révélés par cette étude (et étayés par des centaines d'observations), à savoir : la convergence de toutes les directions caractéristiques d'introduction de l'aiguillon vers les quatre ganglions nerveux moteurs du Grillon, la précision fondamentale du coup d'aiguillon et de ses effets paralyseurs, au niveau également de ces quatre ganglions, la situation de tous les « points caractéristiques » (et des aires de piqûres) au voisinage immédiat de ces quatre ganglions, à une distance d'ailleurs sensiblement constante de chacun de ceux-ci (voir tableau V, p. 24, 25), on est en droit d'affirmer qu'il existe une forte probabilité pour que les piqûres infligées par le *Liris* à sa proie, considérées dans leur ensemble, soient en relation étroite avec l'organisation nerveuse motrice du Grillon.

A première vue, la relation entre le mode de répartition des aires de piqûres sur le corps du Grillon, le nombre de celles-ci d'une part, et la situation anatomique des ganglions nerveux de la proie d'autre part, n'apparaît pas clairement si l'on n'apporte les précisions suivantes :

1° Notons d'abord que l'atteinte *directe* des ganglions est impossible; chacun de ceux-ci est en effet protégé par un véritable « bouclier » chitineux qui le recouvre et le déborde plus ou moins largement : l'aiguillon de la Guêpe est donc forcément obligé de le contourner, ce que montre bien le tableau I, p. 12, 13), où les traces de piqûres cernent littéralement ces boucliers contre lesquels elles viennent buter.

2° En rapport avec la position des « points caractéristiques », à concentration maxima, on remarquera que la Guêpe en instance d'infliger les piqûres n'a pas un accès également commode à toutes les parties de la face ventrale du Grillon : les régions les plus accessibles

sont les « espaces vides » situés de part et d'autre des différentes pattes du Grillon, c'est là aussi que se situent les points caractéristiques.

L'abdomen de la Guêpe ne peut donc « balayer », en continuité, le pourtour complet du bouclier chitineux recouvrant chaque ganglion; la racine des pattes du Grillon, implantée juste au niveau de ces boucliers, forme « barrière » et l'en empêche.

Le Sphégide ne dispose donc, pour infliger ses piqûres, que d'un nombre limité de postures favorables possibles, par rapport à la face ventrale du Grillon, les bases des pattes de la proie créant des « angles morts » pour l'aiguillon de la Guêpe, qui doit donc frapper plus fréquemment certaines portions du pourtour des boucliers chitineux que d'autres. C'est peut-être pour cette seule raison que les piqûres appartenant à chacun des deux ganglions postérieurs ont tendance à se scinder, pour chacun de ceux-ci, en *deux* groupes distincts correspondant aux aires *Ia*, *Ib*, d'une part, *Ila*, *Ilb*, d'autre part; la zone de partage se situe d'ailleurs effectivement au niveau de la racine des pattes correspondantes du Grillon (voir tableau I).

L'existence de *six aires de piqûres* apparemment différentes, alors qu'il n'y a que *quatre ganglions*, n'est pas contradictoire s'il s'agit, comme il semble, d'une simple apparence externe parfaitement explicable. En tout cas, pour la Guêpe elle-même, qui n'inflige en moyenne que *quatre piqûres* par paralysation et pratiquement toujours à travers quatre aires appartenant chacune à un *ganglion différent*, tout semble se passer effectivement comme s'il n'existait réellement que quatre aires de type différent, c'est-à-dire ayant une signification distincte pour le *Liris*.

Mais il reste à préciser la nature de la relation trouvée entre les piqûres du *Liris* et les ganglions moteurs du Grillon : deux hypothèses principales viennent à l'esprit :

a) Le *Liris* pourrait disposer d'un moyen de « détection » des ganglions, soit à travers les parois corporelles du Grillon, ou au contact même de ceux-ci, une fois les téguments du Grillon percés ou même avant. Des récepteurs sensoriels, placés à l'extrémité abdominale ou sur l'aiguillon de la Guêpe, pourraient par exemple remplir cet office.

b) Les actes de la Guêpe peuvent, au contraire, être déjà fixés, inscrits dans le patrimoine héréditaire de l'espèce et n'avoir pas de rapports immédiats, actuels, avec l'organisation nerveuse de la proie.

Les faits que nous avons observés pencheraient nettement en faveur de la seconde hypothèse, sans toutefois qu'on puisse écarter de manière absolue la première, pouvant jouer un rôle accessoire; en tout cas, la partie expérimentale de cette étude (voir plus loin) montrera la Guêpe fort capable de prélever sur le corps du Grillon des renseignements sensoriels discriminatifs d'une grande précision, ce qui suppose chez *Liris* l'existence d'un riche équipement sensoriel (tactile notamment).

En faveur de la seconde hypothèse, la plus plausible pensons-nous, on signalera l'allure remarquablement « stéréotypée » et constante du comportement paralyseur de *Liris*, d'un individu à l'autre; cet aspect

s'accorde mal avec les « tâtonnements », « essais et erreurs », différences d'une paralysation à l'autre, « ajustements » successifs, que laisserait supposer une « détection » préalable, surtout en ce qui concerne les premières paralysations de la vie du *Liris*, ce qui n'est nullement le cas.

Par ailleurs, le caractère stéréotypé et « préétabli » de la piqure apparaît pleinement si on pratique l'ablation de toute une partie du Grillon comportant un ganglion et les aires de piqures correspondantes : on constate (comme on le verra plus loin) que le *Liris* se met en posture de piqure, si le moment est venu, « à l'emplacement où *devrait* se trouver le ganglion et les aires supprimés, ce qui ne peut s'expliquer dans le cas d'une action *directe* des ganglions sur la Guêpe.

Enfin, l'extrémité abdominale d'un *Liris* en posture de piqure ne semble pas s'orienter, *a posteriori*, suivant la direction caractéristique d'introduction de l'aiguillon, pour l'aire considérée (c'est-à-dire *après* la détection supposée), mais, souvent déjà, avant même que l'extrémité abdominale n'atteigne les parois corporelles du Grillon.

L'origine de la relation entre les piqures du *Liris* et le système nerveux moteur de sa proie nous échappe entièrement : elle se situe peut-être quelque part dans la longue histoire de l'Evolution des Espèces ; en tout cas, les faits observés ne correspondent pas à des réactions acquises au cours de la vie individuelle du *Liris* par expérience directe (sensorielle ou kinesthésique, par exemple), à moins d'envisager l'éventualité, peu probable, d'une influence de la vie larvaire sur ces faits.

L'étude du déroulement même de la paralysation, que nous allons exposer, mettra nettement en relief cet aspect « stéréotypé » si caractéristique.

CHAPITRE II

ÉTUDE DES MODALITÉS ET CONDITIONS D'EXÉCUTION DES PIQÛRES PARALYSATRICES SUCCESSIVES DU *LIRIS* AU GRILLON

I. — INTRODUCTION

L'étude comparative de fort nombreuses paralysations (dont chacune peut être traduite par une « formule représentative » indiquant les aires de piqûres — donc les ganglions — atteintes successivement) nous a révélé que, dans la plupart des cas, le *Liris* n'inflige pas ses piqûres paralysatrices de manière anarchique, dans un ordre et en nombre quelconques.

Pourtant, la paralysation, dont une forme « moyenne » est par conséquent susceptible d'être définie, peut prendre des *formes assez variées, mais qui sont essentiellement fonction des circonstances et conditions dans lesquelles se situe l'action*, et que nous allons tenter d'analyser à présent.

II. — MODALITÉS ET CONDITIONS D'EXÉCUTION « MOYENNES » DES PIQÛRES PARALYSATRICES SUCCESSIVES DE *LIRIS NIGRA*

(Catégorie *a* des « formules de paralysation »)

Pour des conditions générales que nous qualifierons provisoirement, avant de les définir, de « normales », et dans la grande majorité des cas, le Liris inflige au Grillon quatre piqûres paralysatrices successives; rarement davantage, encore plus rarement moins, et conformément aux modalités d'exécution suivantes :

1° Version typique
et sa formule fondamentale Ia + III + IIb + IV.

Voici le film de la paralysation du Grillon, tel qu'il se déroule le plus typiquement et le plus fréquemment, dans les conditions dites « normales, moyennes » (voir planches VI à VIII) :

La proie, poursuivie par le *Liris*, est abordée le plus souvent par l'arrière; la Guêpe cherche à se hisser sur le dos du Grillon, mais,



FIG. 2. — Version typique de la paralysation : posture initiale de piqûre Ia, correspondant à la première piqûre Ia, infligée à la base et à l'arrière d'une patte postérieure du Grillon (nous avons représenté le cas assez rare, où *Liris* est parvenu à se hisser d'emblée sur le dos de sa proie).

devant la vive opposition de celui-ci, elle n'y parvient qu'assez rarement (fig. 2) et ne réussit qu'à s'aggriper à lui, en lui saisissant une patte, la postérieure le plus souvent, entre ses mandibules, en s'aidant aussi de ses pattes, qu'il peut accrocher, par exemple, à celles de la proie (voir fig. a, pl. VI). Le Grillon, fuyant toujours, traîne alors derrière lui le Sphégide (à moins que l'autotomie, fréquente, de la patte postérieure saisie, ne l'ait libéré de son poursuivant), celui-ci s'efforce visiblement de glisser son extrémité abdominale vers la base et l'arrière de la patte postérieure saisie : sur la membrane articulaire molle ou aire de piqûre Ia (cette posture sera appelée posture Ia : voir fig. 2, ci-dessus et pl. VI : fig. a et b) ; dès qu'il y parvient, il dégage son aiguillon, après quelques palpations, et transperce cette membrane, infligeant la première piqûre : Ia (fig. 3, p. 33; et pl. VI, fig. c) ; les pattes postérieures de la proie sont frappées instantanément d'immobilité, après quelques ultimes tressaillements (c'est, notons-le, cette

première piqûre qui peut être exécutée dans les positions les plus variées, au hasard de la lutte avec le Grillon encore en pleine possession de toute sa vitalité; cependant, la *direction* d'introduction de l'aiguillon, caractéristique de l'aire *Ia* est presque invariablement conservée par l'extrémité abdominale du *Liris* (comparer entre elles les figures 2, p. 32, et 4, p. 34 et pl. VI, fig. *a* et *b*, toutes relatives à des piqûres *Ia*). Bien que fortement gêné par la paralysie de ses pattes postérieures, le Grillon peut encore se déplacer, ou au moins s'agiter sur place, en utilisant ses pattes antérieures et moyennes indemnes. Le Sphégide (ne rencontrant plus toutefois une opposition aussi vigoureuse qu'à l'attaque) monte alors sur le dos de sa victime et s'y place de biais, son

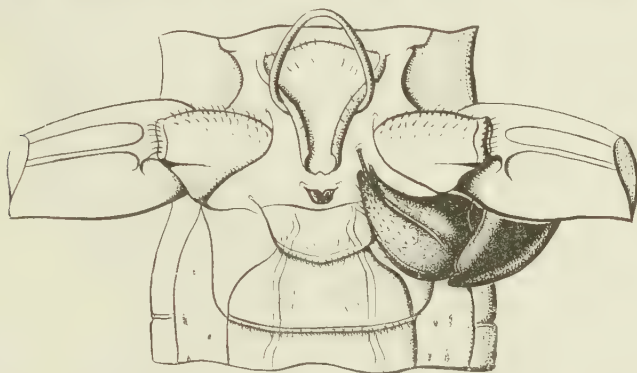


FIG. 3. — Version typique de la paralysation : première piqûre *Ia*, à la base et à l'arrière de la patte postérieure du Grillon (aire *Ia*) : noter la position de l'extrémité abdominale de la Guêpe et l'angle « caractéristique » sous lequel est introduit l'aiguillon.

abdomen s'abaissant en même temps vers la face latéro-ventrale du Grillon qui est explorée à l'aide de l'extrémité abdominale (pl. VII, fig. *a*); celle-ci finit par s'immobiliser entre les bases des première et deuxième paires de pattes du Grillon (pl. VII, fig. *b*) (= posture *III*, *IIb*). L'extrémité abdominale est pointée d'abord vers l'avant du Grillon, en direction de la base de la patte antérieure, qui reçoit une piqûre par l'arrière (sur l'aire de piqûres *III*, pl. VII, fig. *c*) : les deux pattes antérieures sont immobilisées aussitôt, arrêtant nette toute progression éventuelle du Grillon, qui peut continuer néanmoins à agiter ses pattes moyennes, cherchant encore vainement à s'échapper; puis la *pointe* abdominale du *Liris* pivote vers l'arrière du Grillon (l'abdomen lui-même restant toujours placé entre les pattes antérieures et moyennes : pl. VII, fig. *d*); c'est-à-dire en direction de la base de la patte moyenne, qui reçoit alors une piqûre, par l'avant (sur l'aire de piqûres *IIb*), supprimant les mouvements des pattes moyennes; le Grillon peut encore agiter fébrilement la tête en tous sens, ouvrant et fermant ses mandibules, mais une dernière piqûre, dans le cou de la victime, sur l'aire *IV* (pl. VIII, *c*) vient lui enlever cette dernière possibilité de mou-

vement. La posture *IV*, correspondante du *Liris*, est représentée sur les clichés *a* et *b* de la planche VIII.

L'immobilité quasi totale du Grillon (quelques mouvements des antennes, de l'abdomen et des cerques peuvent subsister) se prolonge durant quelques minutes qui suffisent en général à la Guêpe pour pondre sur le Grillon et achever la nidification. Ce délai passé, le Grillon recouvre progressivement l'usage de ses différents appendices paralysés.



FIG. 4. — *Cas curieux de posture initiale et de piqûre Ia*, le Grillon s'étant réfugié sous « un verre de montre »; remarquer que le stade ultime de l'administration des piqûres est *tactile* (topotactile ?, chimiotactile ?), la vue, et même un réflexe postural, étant hors de cause ici. Noter aussi que la direction de pénétration de l'aiguillon, caractéristique de l'aire *Ia*, est respectée malgré l'originalité de la posture, dans laquelle le Grillon lui-même ne sert pas de support à la Guêpe.

Il arrive cependant que le *Liris* « oublie » l'une ou l'autre des piqûres; en ce cas, le Grillon conserve l'usage de la paire d'appendices correspondante, ce qui confirme pleinement la précision de l'effet paralyseur immédiat.

L'évolution de l'état du Grillon paralysé ne pourra être exposée en détail dans ce travail (voir cependant p. 55 et suiv.).

Durant cette action, quatre piqûres sont donc infligées au Grillon par le *Liris*, dans un ordre conforme à la formule $Ia + III + IIb + IV$ ou formule fondamentale représentative de l'aspect le plus typique et le plus « complet » de la paralysation du Grillon par *Liris*. On remarquera que les trois ganglions thoraciques et le ganglion sous-œsophagien de la proie ont reçu chacun une piqûre.

La formule des postures correspondantes de la Guêpe sera : *post. Ia + post. III, IIb + post. IV* (voir pl. VI, *a*; pl. VII, *a-b*; pl. VIII, *a-b*); soit trois postures pour quatre piqûres (la posture unique *III, IIb* correspond à l'exécution des deux piqûres *III* et *IIb*; voir pl. VII, *b-c-d*).

Nous verrons bientôt le rôle important des postures, en relation avec le nombre de piqûres que peut infliger la Guêpe, et aussi en tant qu'« intent movement » de piqûre.

Signalons aussi que l'exécution de *deux* piqûres à partir d'une posture unique (la posture *III, IIb*) nous a longtemps échappé; dans une précédente publication, trois piqûres seulement avaient été indiquées (à l'exclusion de la piqûre *IIb*, non encore découverte), voir *C. R. Ac. Sci.*, 244, p. 2105-2107; aussi les résultats de nos observations n'avaient-ils pu être interprétés encore selon leur véritable signification, exposée ici (une piqûre par ganglion notamment, précision de l'effet des piqûres, etc.).

Mais la paralysation ne se déroule pas toujours exactement d'après le film précédent, qui n'est pas immuable, on peut observer un certain nombre de « variantes », même dans le cadre des conditions « normales ».

2° Variantes de la version typique, en conditions « normales ».

A. — RÔLE JOUÉ PAR LES POSTURES DE LA GUÊPE (SURTOUT LA POSTURE INITIALE D'ATTAQUE) DANS CES VARIANTES

a) Description des faits observés. — Au début de l'attaque, au moment d'aborder le Grillon en fuite (ou si ce dernier n'a pas opposé une résistance trop vive à la Guêpe), le *Liris* peut parvenir à se hisser *d'emblée* sur le dos de sa proie (« typiquement », il ne le fait qu'après avoir donné la piqûre *Ia* et diminué ainsi les possibilités de résistance de la proie); au lieu de placer alors son extrémité abdominale *derrière* une patte postérieure du Grillon (posture *Ia*, de la forme typique, voir fig. 2, p. 32, et pl. VI, *a-b*), il la dispose en général en avant de celle-ci c'est-à-dire entre une patte postérieure et moyenne; cette *posture nouvelle, Ib, IIa*, est représentée sur la figure 5, p. 36, et planche IX, fig. *a* et *b*. La première piqûre est alors administrée à la patte postérieure *par l'avant* (sur l'aire de piqûres *Ib* : voir fig. 6, p. 36, partie de l'abdomen en traits *continus*, et pl. IX, fig. *c*); les pattes postérieures s'immobilisent, comme après l'administration de la piqûre *Ia* (même ganglion touché, les « directions caractéristiques » des aires *Ia* et *Ib* convergeant toutes deux vers le même ganglion); à partir de ce stade, la paralysation se poursuit souvent comme dans le cas-type, et on obtient finalement la formule : *Ib* (au lieu de *Ia*) + *III* + *IIb* + *IV* où *chacun des ganglions* habituels a reçu à nouveau *une seule piqûre*, malgré le changement d'aire de piqûres intervenu.

Mais, la suite de la paralysation peut aussi *différer* de la forme typique. Par exemple, une *seconde* piqûre (*IIa*) peut être donnée, l'Insecte étant dans la posture initiale *Ib, IIa* (fig. 6, p. 36 : partie de l'abdomen de *Liris* en traits *interrompus*, et pl. IX, *d*) : après l'exécution de la piqûre *Ib*, intéressant les pattes postérieures, la pointe de

l'abdomen du *Liris* pivote imperceptiblement vers l'avant (le reste de l'abdomen demeurant immobile), c'est-à-dire vers la base de la patte moyenne où se trouve l'aire de piqûres *Ila*; la piqûre correspondante, *Ila*, y est donnée; parfois, elle est simplement « esquissée ».



FIG. 5. — Variantes de la forme typique : nouvelle posture initiale *Ib*, *Ila* : la première piqûre, *Ib*, nouvelle, est donnée par l'avant de la patte postérieure du Grillon.

Les pattes moyennes s'immobilisent; puis le *Liris* ajoute les piqûres *III*, *Iib* et *IV* de la paralysation typique. On notera que cette fois, la piqûre *Iib* ne produira plus aucun effet sur le Grillon, ses pattes moyennes, touchées par la piqûre *Iib*, ayant déjà été immobilisées aupa-

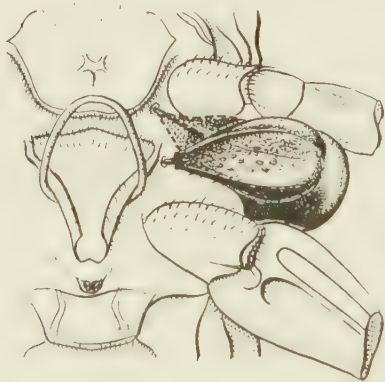


FIG. 6.

Variantes de la forme typique : première piqûre : *Ib* (partie de l'abdomen du *Liris* en traits continus) et seconde piqûre : *Ila* (partie de l'abdomen en traits interrompus) pouvant être administrées à partir de la posture initiale *Ib*, *Ila* (*Ila* en remplacement, ou en plus, de la piqûre *Iib* « normale »).

avant par la piqûre *Ila* : le ganglion de cette paire de pattes reçoit donc, exceptionnellement, deux piqûres (*Ila* et *Iib*) au lieu d'une. La formule de cette paralysation ($Ib + Ila + III + Iib + IV$) comporte cinq piqûres au lieu de quatre.

Mais il arrive aussi, assez rarement, il est vrai, que dans la variante précédente, la piqûre *Iib* ne soit pas infligée, ou qu'elle soit seulement

« esquissée »; le nombre habituel de quatre piqûres est alors rétabli, comme le montre la formule $Ib + IIa + III + IV$ (où *IIa* a « remplacé » *IIb* comme *Ib* s'était déjà substituée à *Ia*).

Ces variations apparemment fortuites trouvent-elles une explication logique ?

b) Discussion. — Toutes les formules de paralysation (à l'exception de la formule $Ib + IIa + III + IIb + IV$) montrent qu'au cours d'une paralysation, une seule des deux aires liées à chacun des ganglions méso- et méta-thoraciques reçoit une piqûre (*Ia* ou *Ib*; *IIa* ou *IIb*, très rarement les deux). La règle fondamentale de la paralysie du Grillon par *Liris* serait donc : une piqûre par ganglion moteur du Grillon (c'est-à-dire quatre en tout), plutôt que quatre piqûres (en tant que nombre fixé) : les quatre aires atteintes appartiennent chacune à un ganglion différent, et on n'observe pas par exemple, dans les conditions « normales », de paralysations où un ganglion recevrait 2 piqûres et un autre aucune, le nombre total des piqûres quatre étant respecté. Comment peut s'expliquer la seule exception apparente à la règle de la piqûre unique par ganglion (la formule $Ib + IIa + III + IIb + IV$), dans les conditions normales, nous insistons sur ce dernier point, car dans certains cas — voir plus loin — des piqûres peuvent être « répétées ».

Revenons aux postures de piqûres du *Liris* : elles ne sont pas toutes équivalentes : à partir de certaines (postures *III* et *IV*), la Guêpe n'exécute qu'une seule piqûre, alors qu'à d'autres sont associées deux piqûres différentes (pour les postures *III*, *IIb*, et *Ib*, *IIa*); on pourrait appeler les premières « postures à piqûre unique » (en noir sur la figure 7, p. 38), les secondes « postures à piqûres doubles » (en grisé sur la figure 7).

Or, on constate que, pour ces dernières, l'abdomen du *Liris* est toujours placé entre deux paires de pattes consécutives du Grillon (voir pl. VII, fig. b; pl. IX, fig. b; voir aussi fig. 7, p. 38).

Ceci étant constaté, l'exécution des « piqûres en double » est-elle toujours compatible avec la règle de la piqûre unique par ganglion, respectée normalement dans la paralysation typique ?

Considérons le cas des variantes de la paralysation typique : elles débutent toutes par la posture *Ib*, *IIa* qui est une posture à piqûres doubles selon notre terminologie (voir fig. 7); or, cette posture remplace la posture initiale *Ia*, qui est à « piqûre unique » : *Liris* devrait donc donner une piqûre de plus, dans les variantes : c'est ce qu'on observe effectivement dans la formule $Ib + IIa + III + IIb + IV$ (5 piqûres au lieu de 4) où la règle des « piqûres en double » est intégralement respectée, mais au détriment de celle de la piqûre unique par ganglion; or, cette dernière infraction est inévitable puisqu'il n'existe que quatre ganglions pour cinq piqûres (voir fig. 7, p. 38) et, de fait, le ganglion mésothoracique reçoit deux piqûres dans cette formule, au lieu d'une; or, on vérifie que c'est le seul ganglion qui puisse être (et qui soit, dans la formule considérée) commun, ainsi que la paire de pattes

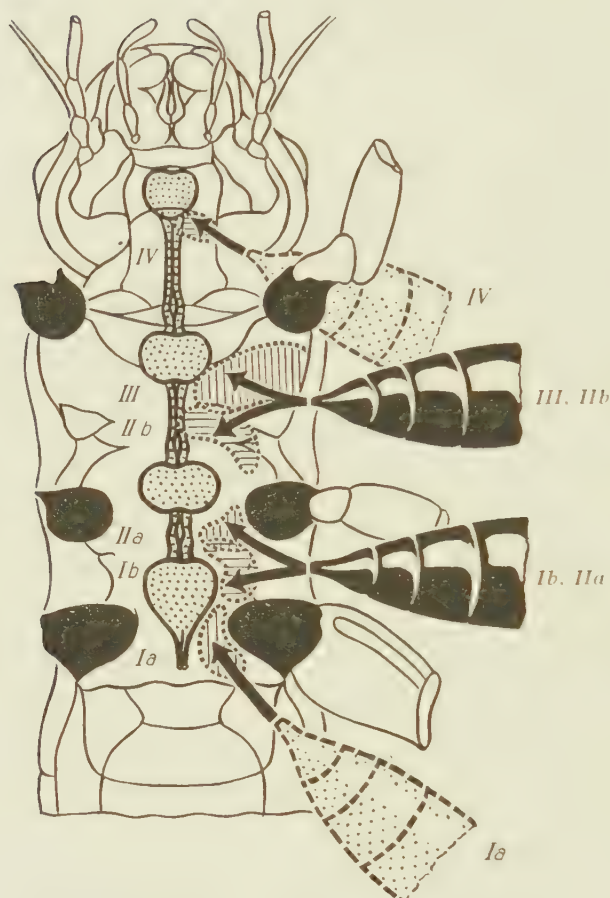


FIG. 7. — Influence des postures de la Guêpe sur le nombre des piqûres pouvant être infligées.

Il semble exister deux sortes de postures; l'une dite « à piqûres doubles », deux piqûres étant données; c'est le cas lorsque l'abdomen du *Liris* est placé entre deux paires de pattes consécutives du Grillon (positions abdominales en noir, sur la figure); l'autre « à piqûre unique » lorsque l'abdomen du *Liris* n'a pas cette position (abdomen en grisé, sur la figure). Le nombre de piqûres d'une paralysation peut donc théoriquement varier (et en pratique aussi) suivant que la paralysation considérée comporte une seule posture à piqûres doubles (cas typique : posture III, IIb) ou deux (variantes de la forme typique, mettant la posture nouvelle Ib, IIa, en jeu, en plus de la posture III, IIb).

La figure montre que c'est le ganglion mésothoracique, commun aux deux postures, qui reçoit la piqûre supplémentaire, dans le second cas.

— En grisé : système nerveux du Grillon.

Symboles de gauche : se rapportent aux aires de piqûres (hachurées).

Symboles de droite : concernent les postures. Flèches = piqûres.

correspondante (la paire moyenne) à deux postures à piqûres doubles différentes (la posture Ib, IIa et III, IIb, voir fig. 7); il « doit » donc recevoir deux piqûres dans la mesure où la Guêpe utilise ces deux postures et si la règle des piqûres doubles y est respectée.

Si, par contre, dans les variantes, le *Liris* respecte entièrement la règle de la « piqûre unique » par ganglion, il passe *nécessairement* outre, au moins une fois, à la règle des piqûres doubles (car il supprimera soit la piqûre IIa, ou la piqûre IIb, piqûres communes au même ganglion, mais qui font partie, chacune, d'une posture à piqûres doubles : voir les différentes variantes).

Le remplacement de la posture Ia (à piqûre unique) par la posture Ib, IIa (à piqûres doubles), dans les variantes, ne peut donc s'accomplir sans introduire un *conflit*, entre les deux règles apparemment respectées dans l'exécution des piqûres, conflit qui n'existe pas dans la forme typique.

Autrement dit, pour que soit remplie intégralement la condition de la piqûre unique par ganglion, il ne doit exister qu'une seule « posture à piqûres doubles » dans la paralysation d'un Grillon; c'est bien le cas pour la paralysation « typique », où cette règle n'est pratiquement *jamais* enfreinte; il n'y a pas place pour une seconde de ces postures, et si on en observe tout de même une telle dans les variantes (la posture Ib, IIa), il se pourrait que ce soit en raison d'une « analogie de situation » de l'abdomen du *Liris* (placé chaque fois, comme nous l'avons signalé, entre deux paires de pattes consécutives) avec la posture III, IIb « normale », que la même réponse (exécution de deux piqûres) soit alors déclenchée par ces deux « situations semblables » ou « équivalentes ». En ce cas, il ne s'agirait pas, à proprement parler, d'une « règle » (celle des deux piqûres) ayant une valeur générale ou une signification particulière, alors que cela paraît être le cas, au contraire, en ce qui concerne la « règle » de la piqûre unique par ganglion.

Quoi qu'il en soit, il semble hors de doute que l'instabilité des variantes, comparée à la remarquable constance de la forme typique, soit en relation avec l'introduction, dans la paralysation du Grillon, de la posture nouvelle Ib, IIa, étrangère à la paralysation la plus fréquente, « typique ».

B. — QUELQUES AUTRES FACTEURS (« INSOLITES ») SUSCEPTIBLES D'INFLUENCER LE DÉROULEMENT DE LA PARALYSATION « NORMALE » DU GRILLON

a) *Description des faits observés.* — Bien d'autres influences modificatrices peuvent s'exercer, plus ou moins accidentellement, sur le déroulement « moyen » de la paralysation « normale »; elles se traduisent surtout par des « répétitions », « oublis », « interventions », de piqûres.

Ainsi, toute *interruption* ou toute *entrave* apportées au libre dérou-

lement de la paralysation « normale » (lutte de la proie, obstacles mécaniques, intrusion d'autres individus, etc.) tend à se traduire par une modification de l'aspect « typique » moyen (surtout dans le sens des « répétitions », des « oublis », parfois des « interversions »).

Prenons le cas d'un *Liris* mis accidentellement ou expérimentalement dans l'impossibilité d'exécuter une des piqûres de la paralysation (un obstacle mécanique s'y opposant, par exemple) : mettons la piqûre *Iib*. La paralysation se déroule d'abord « normalement » jusqu'à la rencontre de l'obstacle. Plusieurs « solutions » peuvent alors intervenir.

A. — *Liris* « saute » ladite piqûre (*cas rare*) et poursuit la paralysation (il donnera directement la piqûre *IV*, après les deux premières piqûres *Ia* et *III*) ; puis :

a) une fois l'obstacle supprimé, il peut revenir à la piqûre « omise » et l'exécuter (ici *Iib*) : c'est le cas le plus fréquent des deux.

b) il « oublie » définitivement ladite piqûre (*cas plus rare*) : la formule définitive est $Ia + III$ (manque *Iib*) + *IV*.

B. — *Liris* peut aussi s'arrêter au stade de la paralysation auquel il est parvenu avant la rencontre de l'obstacle (*cas habituel*) : *il ne donne pas les piqûres suivantes de la formule normale tant que la piqûre « bloquée » n'a pu être exécutée* et tente opiniâtrement d'administrer celle-ci.

a) Si alors l'obstacle est levé au bout d'un certain temps :

aa : *Liris* reprend alors la paralysation interrompue, à partir du stade où celle-ci avait été « bloquée » (*cas le plus fréquent*) : ici, il donnera les piqûres *Iib* (piqûre « bloquée »), puis *IV*.

bb : *Liris* recommence la paralysation *dès le début* (*cas plus rare*), certaines piqûres auront donc été données *en double* (*Ia*, *III*, dans le cas envisagé).

b) Si l'obstacle condamne *définitivement* l'exécution de la piqûre (*Iib* ici) ; ou si on a *supprimé* expérimentalement l'aire de piqûres correspondantes (*Iib*) :

aa : les tentatives vaines d'exécution de ladite piqûre « bloquée » finissent par s' « éteindre » après un temps variable, généralement long : la piqûre (*Iib*) ne sera pas donnée (paralysation inachevée) ; la Guêpe poursuivra alors son cycle nidificateur (dans la mesure où cela est compatible avec l'état du Grillon n'ayant pas reçu toutes les piqûres) ; mais elle peut aussi *abandonner* la nidification en cours et en recommencer une autre dès le début.

bb : *Liris* recommence la paralysation *complète*, sur un autre Grillon, le Grillon « anormal » étant abandonné après un certain nombre de vaines tentatives d'exécution de la piqûre bloquée. Toutefois, l'échec ou même seulement l'opposition rencontrés précédemment

dans l'exécution de la piqure bloquée (temporairement ou définitivement semblent laisser, quelque temps, des traces dans le comportement ultérieur du *Liris*, car il est rare que ce dernier inflige alors cette piqure de façon « normale », juste après son échec (même si le Grillon, lui, est parfaitement normal) : il « insistera » longuement sur l'exécution de cette piqure, ou la donnera plusieurs fois, soit coup sur coup, ou même *après* s'être adonné entre temps à d'autres activités du cycle. Il en est d'ailleurs généralement de même en ce qui concerne les autres activités du *Liris*. Ainsi, par exemple, le transport de la proie s'« éternise » si le Sphéride est troublé durant cette action. Pendant la clôture du terrier, *Liris* réagit souvent à tout « trouble », par la mise en place d'une clôture « monstrueuse », etc. Notons que les manœuvres dites « de camouflage », signalées par de nombreux auteurs et consistant à empiler des matériaux abondants à l'entrée du nid clôturé, n'ont souvent pas d'autre origine, la Guêpe étant fréquemment dérangée, durant la clôture du terrier, par des congénères (en quête de nids à parasiter notamment).

Signalons que nous avons d'ailleurs fréquemment observé de tels « camouflages » effectués avec de petites mottes de farine (!) ou de plâtre blanc, en totale dysharmonie avec le milieu environnant.

Mais on peut aussi observer (beaucoup plus rarement) toutes ces variations accidentelles alors qu'apparemment aucun des facteurs externes précédents ne semble devoir être mis en cause. La fréquence de ces anomalies augmente souvent chez les Guêpes immatures, au début de la période reproductrice, ou chez les individus en fin de période reproductrice : des perturbations d'origine interne pourraient donc en être cause, ou au moins en favoriser l'apparition. Mais ces anomalies ont peut-être aussi un caractère purement fortuit. On observe notamment, avec une fréquence assez grande, des *interversions* de piqures (surtout *III* et *IIB*) qu'on ne peut relier à aucun facteur précis, mais n'oublions pas que ces deux piqures sont attachées toutes deux à une posture *unique* du *Liris*, ce qui, assurément, doit faciliter leur intervention, par rapport aux autres piqures.

b) Conclusion. — Tout agent perturbateur (d'origine interne ou externe) intervenant au moment où les piqures sont infligées, est susceptible d'exercer une influence modificatrice sur le processus « moyen » normal.

**3° Conditions « normales »,
correspondant à l'exécution des piqures successives du *Liris*
conforme à la version « moyenne », normale.**

a) Exposé des faits. — Sans doute, la notion de « normalité » comporte-t-elle une large part d'arbitraire, il est impossible d'en tracer les limites; nous pouvons, cependant, préciser dans une certaine mesure

les conditions dans lesquelles on a *le plus de chances* d'observer une paralysation qui soit conforme au modèle « moyen », « typique ».

Même ainsi délimité, le problème n'en demeure pas moins fort complexe; ce n'est que par approximations successives que nous pourrions espérer en préciser les contours.

En première approximation, ces conditions peuvent être classées dans deux rubriques principales.

1° La notion « pleine phase de chasse » du cycle nidificateur « normal » de *Liris*. — La notion de « phase de chasse » (que nous serons d'ailleurs obligé de réviser par la suite) a trait essentiellement à une délimitation de l'activité de chasse du *Liris* dans le temps et par rapport aux autres activités spécifiques de la Guêpe, c'est-à-dire finalement par rapport à une séquence d'actes à déroulement cyclique « moyen » déterminé, conforme au « cycle nidificateur moyen, normal », tel que nous l'avons défini plus haut, et que nous le préciserons encore par la suite.

Insistons cependant dès à présent sur le fait que l'activité paralyssatrice (sous sa forme « normale » ou non) n'est pas délimitée, de manière fatale, irrémédiable, par rapport au temps et aux autres activités du cycle normal, mais seulement dans la moyenne des cas et des circonstances possibles, donc statistiquement parlant.

Tous autres facteurs restant constants, les chances d'observer une paralysation « normale » s'amenuisent d'autant plus qu'on s'éloigne davantage du cycle « normal ».

Par rapport à ce dernier, le début de la phase de chasse « normale » (qui se situe après le creusement ou l'« adoption » d'un terrier) se manifeste par une « sensibilisation » progressive du *Liris* aux Grillons rencontrés, lesquels le laissent totalement indifférents au préalable, même très peu de temps auparavant. Le prédateur poursuit alors ses proies avec une ardeur croissante; c'est seulement lorsque cette dernière a atteint un certain niveau d'intensité (condition *pleine* phase de chasse) que le *Liris* infligera ses piqures, conformément aux normes « moyennes » de la paralysation *complète* (comportant *toutes* les piqures).

Cette première condition, *nécessaire* en général, n'est cependant *pas suffisante*, la condition suivante doit être également remplie au moment considéré.

2° La condition « Grillons opposant à la Guêpe des réactions normales et suffisantes ». Les réactions « normales » du Grillon se situent approximativement autour du schéma moyen suivant : l'Orthoptère réagit *vivement* et *intensément* à l'attaque du *Liris*; il *fuit* précipitamment, effectue des sauts ou de brusques détente de ses pattes postérieures, et, surtout, *s'oppose énergiquement* à toute tentative de manipulation de la part du *Liris*.

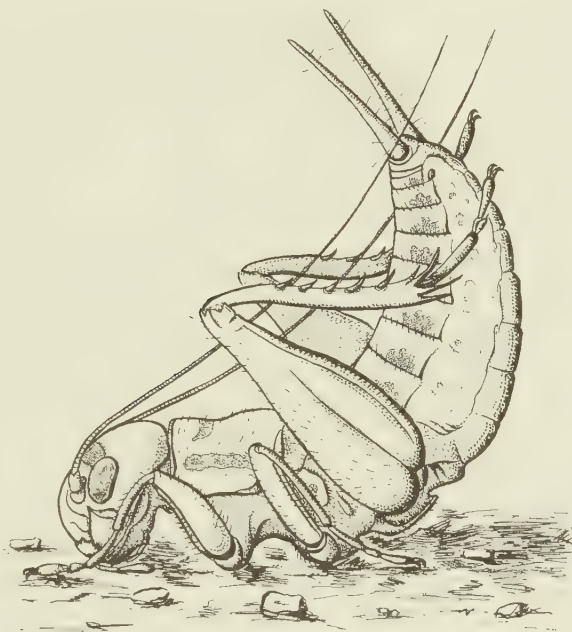
Tout comportement du Grillon, au contact de la Guêpe « en chasse », qui s'écarte notablement de ces normes, notamment, et surtout l'absence ou la faiblesse des réactions d'opposition ou de fuite (cas des

Grillons ayant déjà été piqués, par exemple) laisse en général le prédateur indifférent, ou alors les actes déclenchés ne sont pas conformes à la paralysation « normale » : ce peut être néanmoins une paralysation, mais alors de type particulier (voir plus loin : paralysation de type c) ou encore un acte spécifique différent des piqures et caractéristique d'autres stades du cycle spontané, par exemple le « malaxage » du Grillon, son transport au terrier ou même la ponte (si le Grillon se trouve dans un terrier).

L'état des Grillons rencontrés par le Liris, notamment le genre et l'intensité de leurs réactions, sont donc susceptibles d'exercer une action différentielle et sélective sur les actes spécifiques variés que la

FIG. 8.

Réflexe d'immobilisation
provoqué parfois chez
le Grillon par l'attaque
du *Liris*. (Explications
dans le texte.)



Guêpe peut exécuter sur sa proie à un moment donné, de même que sur la façon dont ces actes variés sont exécutés par rapport aux normes « moyennes » : ainsi, la paralysation peut être orientée vers les normes « moyennes, typiques » (réactions « normales » du Grillon) ou vers des normes atypiques (réactions « anormales » ou insuffisantes).

L'observation de nombreuses attaques de Grillons par *Liris* nous a permis d'être témoin de certaines réactions insolites, manifestées à de rares occasions par les Grillons attaqués.

Ainsi, la fuite n'est pas toujours de règle; dans certains cas, notamment si l'attaque du *Liris* manque d'ardeur, au « début » de la phase de chasse, par exemple, l'Orthoptère peut demeurer sur place et se contenter d'écarter la Guêpe de quelques vigoureuses « ruades » des pattes postérieures, tout en relevant curieusement l'abdomen en l'air.

La Guêpe s'éloigne, en général, sans insister; mais lorsqu'elle revient et fond brusquement sur sa proie, il arrive (douze cas observés sur des centaines d'attaques) que celle-ci se ramasse précipitamment sur elle-même (sans fuir), en une attitude figée représentée sur la figure 8, p. 43 : l'abdomen et les pattes postérieures sont dressés en l'air, les autres pattes étroitement appliquées contre le corps; enfin, les antennes rabattues violemment vers l'arrière. La Guêpe tourne habituellement trois ou quatre fois autour du Grillon ainsi transformé, puis s'éloigne



FIG. 9.

« Attitude spectrale », prise par le Grillon, à de rares occasions, lors de l'attaque du *Liris*. (Explications dans le texte.)

(deux fois sur douze, le *Liris* a néanmoins attaqué et paralysé un Grillon dans cette posture; et une fois il l'a saisi en esquissant une piqure, mais l'a brusquement relâché et abandonné, toujours dans le même état).

Il s'agit d'une véritable « immobilisation-réflexe » : le Grillon, toute musculature contractée, tombe d'une seule pièce, sur le côté, quand on cherche à le déplacer; on peut même le prendre délicatement avec une pince souple sans le faire changer d'attitude. La motricité réapparaît spontanément et brusquement au bout de quelques instants.

A deux reprises, nous avons observé une variante, dans les circonstances suivantes : le *Liris* se précipite sur un Grillon qui se réfugie vivement sous une pierre; mais, d'une « bourrade », le Sphégyde déloge brutalement le fugitif qui reprend sa course, suivi par l'assaillant;

rencontrant alors un petit caillou dominant l'environnement, le Grillon s'y juche et se dresse brusquement, à la verticale, en une « attitude spectrale » curieuse (voir fig. 9, p. 44) : la Guêpe tourna plusieurs fois à vive allure autour de lui puis s'éloigna soudainement.

On remarquera que l'attitude est très proche de celle de la figure 8, à cette différence près que c'est la tête du Grillon qui est redressée verticalement et non l'abdomen.

Certes, nous ne pouvons interpréter ces faits qu'avec une grande prudence; une chose paraît certaine, la Guêpe semble visiblement « déroutée » par le comportement du Grillon. Nous ne pensons pas que l'immobilité du Grillon, en elle-même, puisse en être tenue pour entièrement responsable, car, en règle générale, une Guêpe « en quête » de Grillon aborde et manipule souvent *même les Grillons immobiles*; quitte à les abandonner éventuellement ensuite, ou à renoncer à les paralyser, si les réactions rencontrées ne sont pas adéquates, leur faisant subir alors un « malaxage », par exemple, un transport, etc. Le *Liris* va même jusqu'à tenter de piquer des exuvies fraîchement abandonnées.

Nous serions plutôt enclin à croire que le Grillon pourrait perdre, sous l'aspect considéré, sa « signification réactogène spécifique » pour *Liris*, ou tout au moins que celle-ci soit « masquée » ou atténuée, mais ces faits demanderaient à être précisés par de nouvelles observations ou expériences.

En tout cas, ces exemples nous sembleraient bien illustrer la nature complexe des influences stimulantes externes agissant sur la Guêpe; nous en retrouverons bien d'autres exemples encore.

On ne peut, nous semble-t-il, réduire le Grillon à quelques stimuli externes élémentaires : une « odeur » ou une spécificité chimique, etc. Les réponses du *Liris* paraissent liées bien davantage à la perception de véritables « situations stimulantes significatives » de nature complexe, « configurationnelle » par exemple (voir P.-P. GRASSÉ, ANOKHINE, etc.), qu'à des stimuli simples bien individualisés.

En nous basant sur l'étude des réactions du Grillon et de leurs effets sur l'activité de la Guêpe, nous relèverons dès à présent les deux notions suivantes, importantes dans le comportement de *Liris nigra* :

a) L'importante influence sélective et différentielle exercée par la stimulation *externe* sur les activités spécifiques du *Liris* et sur leurs modalités d'exécution, même si, par ailleurs, le déroulement du cycle spontané supposé d'origine *interne* laissait prévoir l'apparition d'une autre activité (voir, à ce propos P.-P. GRASSÉ; importance de l'effet sélectif dû à la stimulation externe : « théorie de la stigmergie »).

b) La difficulté d'assigner des limites *précises* aux modalités et conditions d'exécution « normales » ou moyennes des activités spécifiques du *Liris* : la meilleure définition nous paraît être d'ordre statistique, le comportement étant considéré comme un phénomène de *fréquence* (DELEURANCE).

Autres aspects relatifs aux conditions « normales » d'exécution de

la paralysation « typique ». L'« âge physiologique » de la Guêpe semble avoir d'importantes répercussions sur le déroulement de la paralysation, en tant que *facteur perturbateur notamment* : les Guêpes, à la fin et au début de leur période reproductrice, opèrent souvent leurs proies de manière *atypique*, bien que les conditions énumérées plus haut soient apparemment réalisées.

Le *facteur individuel* a également son importance; certaines Guêpes présentent, plus ou moins en permanence, ou transitoirement, un comportement hors des normes moyennes de l'espèce: l'activité peut être très « décosue » par exemple (« mauvaises Guêpes »). Notons, à ce propos, que le comportement prédateur *est particulièrement sensible aux divers facteurs défavorables agissant sur la Guêpe*. L'intégrité la plus complète de toutes les facultés du prédateur est requise; la capture du Grillon (proie particulièrement vive) reste toujours difficile et aléatoire, même dans les conditions les plus favorables : ainsi, les Grillons de *forte taille* (trop vigoureux) échappent régulièrement au prédateur, qui pourtant les attaque et tente de les paralyser; il peut y arriver si on a soin d'entraver ces Grillons : un spécimen paralysé avait plus de 20 mm de longueur, contre 9-10 mm, en moyenne; la Guêpe était d'ailleurs incapable d'en assurer le transport par la suite.

La sélection, entre certaines limites de taille, des Grillons paralysés n'est donc pas l'effet d'un comportement délibéré du *Liris*, elle s'opère essentiellement de manière quasi automatique.

Le dérèglement de la paralysation conduit fréquemment la Guêpe à l'impossibilité de capturer les Grillons normaux : l'Hyménoptère s'adresse alors à ceux qui ont déjà été paralysés par d'autres *Liris*; ce « clepto-parasitisme » (obligatoire ici) existe à l'état latent chez tout *Liris*, même en possession de toute son intégrité corporelle et physiologique; il apparaît surtout dans certaines conditions, notamment lorsque le *Liris* paraît faiblement motivé (on a alors l'impression qu'il ne « veut » pas attaquer les Grillons rencontrés, tant il montre peu d'ardeur à les poursuivre) (voir aussi à la fin de ce chapitre II).

Nous supposons désormais, lorsque nous parlerons des conditions normales, que celles-ci soient réalisées sous leur forme optimale, pour la Guêpe.

b) Discussion et interprétation. La première condition énoncée : « pleine phase de chasse » dépendrait essentiellement (mais non exclusivement, semble-t-il), de modifications d'ordre interne à la Guêpe agissant *différentiellement* sur sa sensibilité au milieu externe et sur son état réactionnel « momentanés ». En effet, à partir d'un certain moment, ou plus exactement à partir d'un certain stade des modifications cycliques internes, l'Hyménoptère réagit *spontanément* (dans le cadre du cycle nidificateur « normal ») aux Grillons rencontrés, alors qu'il était indifférent à ceux-ci peu de temps auparavant. Ces changements internes se matérialisent donc, tout au long du cycle nidificateur, par des changements concomitants de la « valeur réactogène » des éléments du milieu externe (le Grillon, par exemple). En d'autres

termes, la *réceptivité* du *Liris* aux éléments spécifiquement significatifs du milieu externe *varie* en fonction des changements internes qui sous-tendent la motivation de l'Insecte.

En fonction de ces données, nous admettrons dans cette étude que l'exécution d'un acte spécifique donné du *Liris*, au moment considéré, est essentiellement en relation avec son état interne, lorsqu'il recherche *activement* (et réagit sélectivement à) *une seule* « situation externe » significative, parmi toutes celles qui se présentent à lui et qui peuvent normalement avoir une signification spécifique précise, en rapport avec ses actes; ou encore lorsque le Sphégide réagit *spontanément*, et avec une certaine progressivité, à une situation externe significative déterminée, à laquelle il était réfractaire auparavant, et seulement dans la mesure où cette situation n'a subi aucune modification significative (de la part de la Guêpe, *ou non*) entre la période d'indifférence et celle de réceptivité à ladite situation.

De plus, si ces conditions « internes » sont remplies, le *Liris* pourra, à la limite, tenter d'exécuter l'activité spécifique considérée avec un minimum de stimulation externe adéquate ou même, éventuellement, en l'absence de celle-ci (« réactions à vide » de LORENZ, TINBERGEN). Nous utiliserons, dans cette étude, les « réactions à vide » et la « sensibilité différentielle » du *Liris* au milieu, en tant qu'« indicateurs » de l'état interne du prédateur, au moment considéré, ou plutôt du « niveau » des transformations internes cycliques auquel celui-ci est parvenu.

Ces signes seront précieux, notamment dans l'interprétation des actes spécifiques « atypiques », car ils permettront de déterminer la part qui revient à l'état interne, lorsque celui-ci ne sera pas en accord avec l'état du milieu externe habituellement requis pour déclencher ou permettre le déclenchement de l'acte « typique ».

La motivation, l'état interne du *Liris*, agissent sur les actes spécifiques exécutés par ce dernier, non seulement de manière *sélective*, c'est-à-dire « *qualitative* », mais aussi « *quantitative* », ce qui se traduit notamment par des changements (généralement périodiques et réguliers) dans l'ardeur et la persévérance de la Guêpe à tenter de réaliser un acte spécifique donné.

Pour revenir à la définition de la « phase de chasse » normale, nous admettrons que la Guêpe se trouve *spontanément* dans l'état réactionnel voulu (phase de chasse d'origine *interne*), lorsque, réceptive exclusivement aux Grillons, sa première réaction à leur rencontre (ou même éventuellement à celle d'un objet *autre* que le Grillon) sera une « esquisse » d'exécution de la première piqure *1a* (ou *1b*) de la paralysation normale; *à condition toutefois qu'elle n'ait pu percevoir encore (analyser ?) sensoriellement les réactions éventuelles (fuite, opposition, par exemple) résultant de son contact avec le Grillon* (ou antérieures à celui-ci); ces réactions ont en effet, par elles-mêmes, une valeur réactogène significative pour le *Liris* et sont susceptibles de modifier en conséquence l'acte spontané (piqure *1a*) que s'apprêtait à

exécuter la Guêpe; et ceci nous amène à la seconde des conditions essentielles, limitative de la première.

Les réactions du Grillon, en face de la Guêpe. (Notons, en passant, que toutes les tentatives que nous avons faites en vue de faire piquer par *Liris* des Insectes autres que les Grillons ont échoué jusqu'à présent, même avec les formes les plus voisines des Grillons — différents Ensifères notamment — et si on prend la précaution d'imprégner ces derniers de l'« odeur » ou de les revêtir des dépouilles du Grillon, nous avons observé quelques attaques, mais non suivies d'exécution de piqûres.)

Le déroulement des actes spécifiques du *Liris*, nous avons pu le vérifier, n'est pas subordonné exclusivement aux modifications internes cycliques subies par la Guêpe; il est influencé aussi, de manière très nette et spécifique, par les changements significatifs du milieu externe produits directement ou non par l'activité même de la Guêpe nidifiante.

Il paraît d'ailleurs solidement établi, aujourd'hui, qu'il s'opère une constante « confrontation » entre les thèmes moteurs spontanés en cours d'actualisation (fussent-ils innés, instinctifs) et les critères ou modifications significatifs concomitants du répondant externe spécifique de ces activités.

Cette action réciproque assure un certain ajustement entre ceux-ci (dans la mesure où ils sont « normalement » ajustés l'un à l'autre), grâce à un dispositif d'autocontrôle, dont l'existence ne semble faire aucun doute, bien que sa nature même et son mode d'action fassent l'objet de discussions (notions d'« afférentation en retour » d'ANOKHINE; de « feed back » des cybernéticiens et de certains auteurs; « loi de l'effet »; « Taxiskomponent » des Objectivistes; etc.).

Le comportement de *Liris* ne semble pas faire exception à cette règle : si le *déclenchement* même des différents actes spécifiques de l'Hyménoptère paraît subordonné, au moins pour une bonne part, à la perception de stimuli particuliers (stimuli signaux de K. LORENZ, N. TINBERGEN; stimuli significatifs de GRASSÉ), le déroulement même, et, dans une certaine mesure, l'enchaînement des différents actes élémentaires s'accordent (selon des normes spécifiques et dans la moyenne des cas) aux changements significatifs survenant normalement, ou accidentellement, avant ou en cours d'exécution des actes considérés.

C'est ainsi qu'en ce qui concerne le problème de l'administration des piqûres paralysatrices du *Liris* (et d'ailleurs également des autres actes spécifiques liés au Grillon : la ponte, le transport de la proie, son malaxage, etc.), les réactions et l'état du Grillon, ainsi que leurs modifications significatives, ont une extrême importance dans le déroulement même et l'aspect final des actes exécutés.

Des variations de l'état du Grillon, et plus généralement du milieu externe, infimes en apparence, sont susceptibles d'agir *différentiellement* sur la Guêpe, ce qui montre toute la complexité et la richesse des informations significatives recueillies par l'Hyménoptère et transmises

par le message sensoriel aux centres intégrateurs réactogènes supposés. Le Grillon est une véritable « mosaïque » de situations stimulantes différentes, à valeur significative précise.

Nous allons voir à présent toute l'importance de l'influence exercée par ces divers facteurs sur le déroulement des activités du *Liris*, notamment, et surtout, en rapport avec les différentes formes que peut prendre la paralysation du Grillon, hors des normes moyennes envisagées jusqu'à présent, lorsque les conditions internes et externes « normales », pour ces dernières, ne sont pas remplies simultanément.

III. — MODALITÉS ET CONDITIONS D'EXÉCUTION PARTICULIÈRES DES PIQUES PARALYSATRICES SUCCESSIVES DE *LIRIS NIGRA*

(Catégories *b* et *c* des formules de paralysation.)

**1° Formes « inachevées », à dernière(s) piquêre(s) manquante(s),
de la paralysation « normale »
(formules de catégorie *b* : Ia; Ia+III;
Ia+III+IIb; Ia+III+IIb+IV).**

A. — MODALITÉS ET CONDITIONS D'EXÉCUTION

Il s'agit essentiellement de paralysations qui débutent de manière typique, mais que la Guêpe interrompt avant son achèvement habituel.

Par rapport aux conditions « normales » définies dans le chapitre précédent, cette forme de paralysation se situerait typiquement au « début » de la phase de chasse du cycle nidificateur moyen. Dans l'ordre « normal » des choses, la réceptivité du *Liris* aux Grillons apparaît lorsque la Guêpe est entrée en possession d'un terrier provenant, *ou non*, de son propre travail. Dans les deux cas, la prise de possession du terrier se manifeste clairement par des « manœuvres de repérage » typiques de l'entrée, par rapport à l'environnement : la Guêpe décrit autour de celle-ci, et « à la marche », une série de cercles concentriques, en s'éloignant progressivement. Désormais, le *Liris* sera généralement capable de retrouver ce terrier (assez difficilement, au début) et de le différencier des trous voisins visités occasionnellement et qui n'ont pas pris de valeur significative particulière.

Dans la règle, la réceptivité du *Liris* aux Grillons n'apparaît et ne s'établit que d'une manière plus ou moins *graduelle*. Au début, les premiers contacts avec les Grillons semblent se produire surtout *au hasard* des déplacements de la Guêpe; ceux-ci paraissent alors essen-

tiellement *non dirigés* (« cinèses » de plus en plus fréquentes et intenses), mais ils prennent rapidement l'apparence d'un véritable comportement de « quête » envers les Grillons (comportement appétitif de CRAIG, LORENZ, etc. ?) mettant en jeu toutes les facultés adaptatives du *Liris*, notamment le « souvenir » qu'il s'est montré capable de conserver, des emplacements où il a déjà rencontré plusieurs fois des Grillons, durant les phases de chasse précédentes.

A ce stade, les Grillons sont activement pourchassés, ou délogés de leurs cachettes, puis enfin appréhendés et piqués. (La recherche *active* des Grillons, souvent masquée dans les conditions naturelles par la dissémination habituellement *anarchique* des Grillons sur le terrain, apparaît clairement lorsqu'on a soin de disposer toujours les Grillons offerts au même endroit : « terrain de chasse »; les *Liris* apprennent progressivement à le connaître, de manière souvent parfaite; ils s'y rendent alors *directement*, dès qu'ils entrent dans leur « phase de chasse », avec une netteté qui ne peut être mise sur le compte de déplacements au hasard; d'ailleurs, le « terrain de chasse » est déserté presque de manière continue — ou même souvent positivement « évité » — en dehors des phases de chasse; les *Liris* se montrent même capables de repérer l'entrée d'un conduit — en tout point semblable aux trous voisins — qui mène au terrain de chasse, comme ils le font pour leur propre terrier.)

C'est durant cette période de naissance et d'accroissement de la réceptivité du Liris aux Grillons (= « début » de phase de chasse) qu'on observe surtout, et typiquement, des paralysations incomplètement exécutées (catégorie b des formules de paralysation).

En effet, *tous les intermédiaires* existent, non forcément sur une même Guêpe et au cours d'une même phase de chasse, entre l'indifférence initiale de la Guêpe au Grillon et l'exécution complète de la paralysation normale (qui clôt généralement la « phase de chasse » considérée), *c'est-à-dire, en fait, l'exécution de portions de plus en plus complètes de la paralysation normale*, conformément aux formules Ia, Ia+III, Ia+III+IIb, à mesure que croît le pouvoir réactogène du Grillon (et l'excitation apparente corrélative de la Guêpe).

On constate que les piqures s'additionnent les unes aux autres dans l'ordre où elles se succèdent normalement dans la version typique de la paralysation, soit Ia, puis III, IIb, enfin IV. (Les piqures « à venir » peuvent d'ailleurs être « annoncées » peu de temps auparavant par une simple « esquisse », non suivie de dégagement effectif de l'aiguillon.)

Le déroulement même de ces paralysations reste donc malgré tout « normal », il y a simplement *interruption* de la succession normale des actes à des niveaux plus ou moins éloignés du stade d'achèvement habituel.

Il est à noter qu'en général la Guêpe *abandonne* immédiatement un Grillon « opéré » dans de telles conditions, sans même lui faire subir le « malaxage » de la base des pattes antérieures, qui suit presque invariablement l'exécution d'une paralysation « normale », typique.

La « chasse » se poursuit, en définitive (et dans la moyenne des cas), jusqu'à l'accomplissement d'au moins une paralysation sous sa forme « complète ».

La Guêpe n'est d'ailleurs nullement contrainte de franchir inévitablement ces diverses étapes avant de parvenir à l'exécution de la paralysation complète, normale. Cette dernière peut être exécutée *d'emblée*, sans période transitoire, notamment en conditions physiologiques, de température, etc., apparemment *optimales* pour la Guêpe. Réciproquement, si par exemple les conditions sont « défavorables », les Guêpes étant à la fin ou au début de leur cycle reproducteur, ou par basse température, faible motivation, etc., il arrive que ces étapes menant à la paralysation « complète » ne puissent toutes être franchies durant une seule « phase de chasse » (l'« ardeur de chasse » du *Liris* paraissant insuffisante), une ou même plusieurs nouvelles « phases » succèdent alors souvent à la précédente et aboutissent finalement au stade final habituel.

B. — ANALYSE ET DISCUSSION

Sur le plan de l'exécution des actes spécifiques de la Guêpe, le « début » de la phase de chasse apparaît comme une « période transitoire » de construction du thème complet de l'activité spécifique, « exécution de piqûres paralysatrices » au Grillon; les étapes successives de cette construction se matérialiseraient par les différentes « paralysations de type inachevé » correspondant aux formules de catégorie *b*.

La paralysation typique, sous sa forme *complète*, pourrait avoir la valeur, dans le contexte du cycle nidificateur, d'un véritable « acte consommatoire » (aux sens de CRAIG, LORENZ, TINBERGEN, par exemple), dans la mesure tout au moins où son exécution (à l'exclusion de celle des formes « inachevées ») a pour effet d'« éteindre » aussitôt toute « velléité de chasse » du *Liris*.

Cette dernière pourrait donc être considérée, dans le même ordre d'idées, comme l'expression d'une « pulsion de chasse d'origine interne » (au sens de P.-P. GRASSÉ, par exemple), ce que suggérerait bien son mode de naissance et d'accroissement, sous une forme *progressive*, et comme en témoigne d'autre part la réceptivité croissante du *Liris* aux Grillons.

L'extinction « normale » de cette pulsion serait liée spécifiquement à l'exécution de la paralysation dans sa version complète, et dans la mesure, semble-t-il, où un seuil liminaire d'intensité de la pulsion interne est atteint; en deçà de celui-ci, seule une partie de la réaction complète (la paralysation inachevée) est susceptible d'être déclenchée. *Il nous semble donc bien, d'après les faits que nous avons maintes fois observés, qu'en « début de phase de chasse », l'intensité de la pulsion du Liris, croisse en même temps et dans le même sens que le « degré*

d'achèvement » (*completeness*) des paralysations de type b, observées à ce moment; cette croissance se poursuit jusqu'à ce que soit atteinte une certaine valeur liminaire (en « pleine phase de chasse ») qui correspondrait aussi à l'exécution intégrale de toutes les piqûres paralysatrices composant la « paralysation normale, complète ».

En tout cas, par rapport aux conditions « normales » correspondant à l'exécution complète et typique des piqûres du *Liris*, on peut s'assurer que rien n'est changé (le *Liris* est « en phase de chasse » normale, les réactions du Grillon sont normales), si ce n'est la condition restrictive « début » de phase de chasse au lieu de « pleine » phase de chasse; et tout porte à croire qu'à ce moment c'est bien la pulsion interne qui n'a pas encore atteint son intensité liminaire (1). D'ailleurs nous avons pu vérifier la « montée d'intensité » de l'ardeur de chasse par les moyens classiques destinés à mesurer la force d'une impulsion, d'une motivation, c'est-à-dire : 1° la grandeur des obstacles qu'est capable de vaincre l'animal motivé; 2° la vitesse d'acquisition d'un apprentissage permettant l'exécution de l'acte consommatoire; 3° la fréquence et l'intensité d'exécution des actes consommatoires.

Des faits du même ordre se retrouvent d'ailleurs à propos d'activités spécifiques du *Liris*, autres que les piqûres; ainsi, avant de creuser le terrier définitif, un *Liris* (et nombre de Guêpes prédatrices, comme l'ont signalé maints auteurs) fore souvent successivement plusieurs « amorces » inachevées de terriers, aussitôt abandonnées (qui seraient les homologues des paralysations inachevées); ces actes se situant en « début » de phase, une motivation encore insuffisante semble également devoir être invoquée.

En tout cas, quelle qu'en soit la signification, nous avons pu étudier avec soins (sur des centaines de phases de chasse et de *Liris* différents, reconnaissables par marquage) les variations simultanées, et dans le même sens, de l'ardeur de chasse du *Liris*, de sa réceptivité aux Grillons et du « degré d'achèvement » des paralysations, tout au long de la phase de chasse normale.

Ces variations sont rarement *linéaires*, mais s'accompagnent le plus souvent d'*importantes oscillations* (généralement plus ou moins périodiques).

(Notons aussi qu'au moment où naît l'« impulsion de chasse », après le creusement du terrier, le *Liris* présente souvent ce que E. P. DELEURANCE appelle l'« attitude Buridan » ou « comportement oscillant » : la Guêpe est attirée tour à tour par les Grillons et par les terriers; le comportement de la Guêpe n'étant alors tourné franchement ni vers les uns, ni vers les autres. On peut supposer que l'Hyménoptère est alors soumis simultanément à l'« impulsion de creusement », en train de s'éteindre, et à l'impulsion de chasse, naissante.)

La pulsion interne se manifeste habituellement, de manière très

(1) Des faits du même ordre ont été signalés aussi, nous semble-t-il, par différents auteurs, notamment par E. P. DELEURANCE, dans son étude du comportement bâtisseur de *Polistes gallicus*.

visible, par une série de « poussées » élémentaires de l'ardeur de chasse du *Liris* et de sa réceptivité aux Grillons; celles-ci se succèdent à une cadence variant suivant les phases de chasse, les individus, les périodes vitales considérés; les poussées paraissent d'autant plus rapprochées que les conditions générales sont meilleures pour la Guêpe (bonne motivation, température optimale, bonnes conditions physiologiques, contacts nombreux et fréquents avec des Grillons, lesquels paraissent nécessaires pour « entretenir » et « développer » l'impulsion de chasse).

Lorsque ces « poussées élémentaires » (qui ne seraient pas, pensons-nous, sans analogie avec les « sous-cycles » découverts par DELEURANCE dans l'activité bâtisseuse d' « origine interne », chez *Polistes gallicus*) se succèdent à un rythme très lent, on constate qu'elles sont nettement séparées par des « pauses » correspondant à des « périodes réfractaires » durant lesquelles la réceptivité du *Liris* aux Grillons et son ardeur de chasse disparaissent momentanément; il peut même s'agir d'une véritable « phase négative » durant laquelle le *Liris* « évite » visiblement et systématiquement les Grillons ou les endroits où il a l'habitude d'aller les chercher.

Une telle « phase de chasse » est en général fort longue; l'ardeur de chasse du *Liris*, qui ne semble pas atteindre sa valeur liminaire, peut même s'éteindre finalement, après espacement progressif des poussées, surtout si les contacts avec les Grillons ont été rares ou même inexistants. La Guêpe, qui n'a pas exécuté de paralysation complète, se contente de donner éventuellement la première ou les deux premières piqures seulement, à l'un ou l'autre des Grillons rencontrés.

Mais les poussées peuvent aussi se succéder à une cadence telle qu'il n'y a plus de véritable interruption entre elles : on observe simplement un ralentissement plus ou moins marqué de l'ardeur de chasse du *Liris*, ou même, à la limite, les poussées successives s'effacent complètement, l'ardeur de chasse paraissant croître alors de manière continue. On peut supposer que les poussées se « chevauchent » plus ou moins, chacune d'elles prenant naissance avant que la précédente ne soit arrivée à extinction; ou même — dans le cas-limite — au moment même où la précédente a atteint sa valeur maxima, avant de décroître.

Ce phénomène ne serait pas sans analogie (dans son aspect au moins) avec le « tétanos physiologique » du muscle, par exemple, où les excitations élémentaires successives apparaissent plus ou moins distinctement ou, au contraire, se fondent les unes dans les autres, ce qui donne alors au phénomène une allure *continue*.

Dans tous les cas, ces dernières phases de chasse sont généralement brèves ou très brèves; l'ardeur de chasse du *Liris* croît rapidement et atteint très vite sa valeur liminaire nécessaire à l'exécution d'une paralysation sous sa forme complète, normale. Les étapes intermédiaire, correspondant aux paralysations inachevées, passent presque inaperçues ou sont même complètement escamotées.

La « phase de chasse » spontanée nous paraît donc correspondre

avant tout à la manifestation périodique d'une impulsion *cyclique*, d'origine interne, sous-tendue apparemment par l'instinct reproducteur de la Guêpe; en tout cas, nous n'avons pu déceler de manière certaine l'existence d'une « phase de chasse » nettement différenciée (en tant que « quête » *active* des Grillons) en dehors de la période reproductrice ou de ses approches, bien que des paralysations puissent être alors occasionnellement déclenchées par un contact *fortuit*, avec un Grillon (cependant, l'éventualité d'une motivation d'origine « alimentaire » de tels comportements ne doit pas être exclue, les Grillons ainsi paralysés étant *régulièrement* malaxés après, par exemple).

L'étude de la paralysation « inachevée » de type *b* nous incline à croire que l'état réactionnel du *Liris* (essentiellement d'origine interne) exerce, entre certaines limites, une influence sélective sur les activités spécifiques que la Guêpe est susceptible d'exécuter à un moment et dans des conditions définis, alors que le « degré d'achèvement » du thème spécifique exécuté relève plutôt de l'*intensité* de la pulsion interne à ce moment.

Dans cette acception, les paralysations inachevées de type *b* peuvent être considérées comme des *réponses normales* (aspect qualitatif), mais *incomplètes* ou inachevées (*aspect quantitatif*) d'un *Liris* dans l'état interne voulu (« chasse »), mais soumis à une *intensité de stimulation encore insuffisante* à évoquer la réponse complète qui est la paralysation sous sa forme « complète », typique (voir catégorie *a*). En effet, la *structure* de ces paralysations est identique dans les catégories *a* et *b*; il n'en sera plus ainsi dans la catégorie que nous allons étudier à présent.

2° Formes « atypiques » de la paralysation du Grillon (formules de catégorie *c* : IIb; III; III + IIb; III + IIb + IV).

A. — DESCRIPTION SOMMAIRE DES MODALITÉS ET DES CONDITIONS D'EXÉCUTION DE CES PARALYSATIONS; LEURS DIFFÉRENCES AVEC LES CATÉGORIES PRÉCÉDENTES

Les paralysations de cette catégorie sont « atypiques », simultanément, par leurs modalités et par leurs conditions (internes ou externes, ou les deux) d'exécution, toutes deux différentes des normes moyennes précédemment établies.

En premier lieu, et par rapport à la version typique (catégorie *a*), ces paralysations sont, comme celles de catégorie *b*, *incomplètes* par le nombre des piqûres distribuées (elles présentent aussi tous les intermédiaires possibles, depuis une seule piqûre jusqu'aux quatre piqûres rituelles); mais, à la différence de ces dernières, la « formule » de paralysation ne se complète plus progressivement de la même manière : les piqûres apparaissent dans un ordre moyen *atypique*, qui est : IIb,

III, IV, Ia (au lieu de *Ia, III, IIb, IV*) dans les formules successives suivantes, de plus en plus complètes : *IIb; III + IIb; III + IIb + IV; Ia + III + IIb + IV* = formule « normale ».

A ce point de vue, bien que réceptive aux aires de piqûres du Grillon, ou au moins à certaines d'entre elles, dans le cas des formules les plus réduites, la Guêpe ne l'est plus de la même façon qu'en « phase de chasse » normale.

Dans les versions « normales » (« incomplètes » ou non : catégories *a* et *b*), la piqûre de base, première et principale manifestation de la réceptivité du *Liris* aux aires de piqûres du Grillon, était toujours *Ia* (ou son homologue *Ib*, dans les variantes), toutes les formules possibles de ces deux catégories étaient « construites » à partir de cette piqûre, même dans le cas-limite de la paralysation réduite à une seule piqûre (précisément la piqûre *Ia*).

Il n'en est plus de même dans les versions atypiques, de catégorie *c* : la piqûre de base est *IIb* (plus rarement *III*) ; la piqûre *Ia* est alors, au contraire, celle qui apparaît en dernier lieu et juste au moment où la paralysation « atypique, incomplète » prend sa forme « complète, typique ».

(En fin de compte, chacune des différentes piqûres peut donc, dans certaines conditions, être exécutée isolément : *Ia* dans la catégorie *b*, *IIb, III*, dans la catégorie *c*, sauf la piqûre *IV* ; nous n'avons en effet presque jamais observé de paralysation réduite à cette seule piqûre ; cette dernière étant toujours associée, au moins, à une, sinon plusieurs autres piqûres : voir les différentes formules possibles. La piqûre *IV* ne caractérise donc spécialement ni les versions « typiques », ni les versions « atypiques » de la paralysation.)

Les conditions dans lesquelles se déroulent ces paralysations sont également « atypiques » ; en effet, la paralysation est généralement du type *c* lorsque le Grillon n'a pas opposé de réactions « normales » (mais diminuées, par exemple) à l'attaque de la Guêpe, durant la phase de chasse, ou non, ou lorsque des piqûres sont déclenchées quand la « phase de chasse normale » du cycle nidificateur moyen est déjà dépassée (c'est-à-dire à un « moment » du cycle nidificateur où, dans les conditions moyennes, la Guêpe « devait » exécuter des actes spécifiques autres que les piqûres : le « malaxage », le transport de la proie, la ponte, etc. : voir tableau VI p. 57) ; enfin, lorsque ces conditions sont réunies simultanément, ce qui est le plus fréquent.

B. — INFLUENCE DES RÉACTIONS DU GRILLON SUR LE DÉROULEMENT DE LA PARALYSATION

Les Grillons à réactions diminuées, incapables de s'opposer normalement à la Guêpe, sont essentiellement ceux qui avaient déjà reçu des piqûres paralysatrices auparavant. En effet, les proies du *Liris* ne sont typiquement frappées que temporairement de paralysie motrice totale,

durant cinq-dix minutes en général; le Grillon récupère ensuite, *progressivement*, une partie plus ou moins importante de ses facultés motrices : la locomotion, la possibilité de sauter, entre autres. Cependant, dans la règle, il n'y a pas de retour à l'état « normal » : le Grillon conserve une grande torpeur (sensible principalement au niveau des pattes postérieures sauteuses) et, surtout, ses réactions sont presque entièrement *passives*; elles apparaissent surtout comme des réponses à des excitations *externes* (mécaniques, thermiques, etc.). Tout comportement *spontané*, « actif », a généralement disparu : l'Orthoptère cesse de s'alimenter, de se déplacer spontanément, néglige les soins corporels habituels, etc.

Cette amélioration de l'état du Grillon n'est d'ailleurs que temporaire : une semaine environ après la paralysation, le Grillon sombre à nouveau dans une torpeur croissant de jour en jour (action tardive du venin ?), aboutissant presque invariablement à la mort de l'insecte, qu'on ne peut éviter par l'alimentation artificielle (1).

Finalement, au hasard des circonstances, la Guêpe peut entrer en contact avec des Grillons présentant toutes les transitions dans l'intensité des réactions d'opposition à la Guêpe, depuis une valeur nulle, jusqu'à la valeur maxima, « normale ». Or, nous avons pu remarquer, au cours de nos nombreuses observations, que la Guêpe réagissait également de manière *différentielle* à ces variations d'intensité des réactions du Grillon. En gros, *le thème de paralysation c exécuté est d'autant plus « complet », par le nombre des piqûres infligées (et jusqu'à concurrence du nombre maximum « normal » de quatre), que les réactions du Grillon se rapprochent également davantage de leur valeur « normale », moyenne*. L'ordre d'apparition des différentes piqûres est celui que nous avons déjà signalé, soit *Iib, III, IV, Ia*, en moyenne.

Il nous a été possible de reproduire expérimentalement ce phénomène et d'en étudier méthodiquement les effets, grâce à l'anesthésie des Grillons normaux, au gaz carbonique : à mesure que se dissipe l'effet de l'anesthésique, le Grillon récupère, *très progressivement*, ses facultés motrices, qui prennent toutes les valeurs désirables, de zéro à la normale; ces expériences confirment entièrement la relation entre l'intensité des réactions du Grillon, et le « degré d'achèvement » des paralysations de type *c*.

Par ailleurs, une précision supplémentaire peut être apportée à ce sujet : l'exécution d'une paralysation « complète », normale (comportant la piqûre *Ia*, la dernière qui apparaisse, à mesure que se « complète » la paralysation), coïncide approximativement, dans la moyenne des cas, avec le moment où le Grillon, en cours de « réveil », devient capable, non seulement de s'agiter plus ou moins vigoureusement sur place, c'est-à-dire de *s'opposer* à la Guêpe, mais de *fuir*, donc de *se*

(1) Une étude détaillée de l'effet des piqûres du *Liris*, sur les Grillons, paraîtra ailleurs.

TABLEAU VI. — LE CYCLE NIDIFICATEUR « NORMAL »
(transformation synchrone des trois facteurs variables principaux du cycle).

x fois par cycle (1)

1 2 3 4 5

Actes spécifiques exécutés par la Guêpe.	Creusement ou « adoption » d'un terrier.	Paralysation du Grillon.	Malaxage du Grillon (après la paralysation).	Transport et introduction du Grillon dans le terrier.	Ponte (et préliminaires).
	Avant l'activité de la Guêpe.	Grillon capable de s'opposer et de se soustraire à la Guêpe.	Grillon incapable de s'opposer et de se soustraire à la Guêpe, et hors d'un terrier.	Cf. précédemment.	Grillon à la merci de la Guêpe et dans son terrier = « situation externe de ponte ».
Etat du milieu externe significatif: « situations externes ».	Après l'activité de la Guêpe.	Un terrier fixe à la disposition de la Guêpe.	Grillon incapable de s'opposer et de se soustraire à la Guêpe.	Grillon à la merci de la Guêpe et dans le terrier de l'Hyménoptère.	Aire de ponte.
	Stimulus externe déclencheur (« aires caractéristiques » pour les actes relatifs au Grillon).	Trous du sol (adoption); sol meuble (creusement).	Aires de piqûres.	Antennes (parfois palpes maxillaires).	Posture de ponte : posture x.
Réactions spontanées initiales.	Posture de creusement.	Posture de piqûre la (plus rarement lb).	Posture de malaxage.	Posture de transport.	
Facteurs variant au cours du cycle nidificateur.	« Phases » du cycle nidificateur normal et leur « réglage ».				

(1) Généralement, la nidification du *Liris* s'effectue avec plusieurs Grillons; pour simplifier l'étude des problèmes, dans ce travail, nous envisagerons le cas des nidifications effectuées avec un seul Grillon, de forte taille. La clôture du terrier, postérieure à la ponte, n'a pas été figurée sur le tableau.

soustraire à son ennemi, essentiellement par l'action des pattes postérieures sauteuses.

L'influence de l'intensité des réactions du Grillon sur la paralysation *c* serait donc d'ordre « quantitatif », en relation avec l'aspect « incomplet » de cette forme de paralysation, mais non, semble-t-il, avec son caractère anormal, atypique, traduit notamment par un ordre d'apparition des piqures *différent* de celui qu'on observe dans les catégories dites « normales » (*a* et *b*).

C'est peut-être dans des influences d'ordre *interne* à la Guêpe, liées au mode de déroulement du cycle nidificateur normal moyen, qu'on pourrait, et que nous allons tenter, d'en chercher l'origine.

C. — INFLUENCES EN RELATION AVEC LA SITUATION DE LA PARALYSATION DANS LE CYCLE DES ACTIVITÉS SPONTANÉES DE LA GUÊPE

Si l'on se réfère au cycle nidificateur « moyen », dit normal, défini en tête de cette étude et dans le tableau VI, p. 57, on peut classer les paralysations de type *c* « atypiques » en deux catégories principales, suivant qu'elles se situent *durant* (premier cas) ou *après* (second cas) la phase de chasse normale, spontanée du cycle (l'exécution de piqures au Grillon n'est pas, en effet, obligatoirement circonscrite à la seule « phase de chasse » normale du cycle ou phase 2, du tableau VI).

Or, même pour des réactions du Grillon rigoureusement identiques, dans les deux cas (celles-ci étant donc mises hors de cause), on observe de notables différences, en moyenne, dans les deux catégories, qui ne peuvent être attribuées qu'à des facteurs internes à la Guêpe, ou à des « situations » différentes, dans les deux cas.

1° Les paralysations *c*, *durant* la phase de chasse normale du cycle (premier cas), sont exécutées lorsque la Guêpe « en chasse » (donc, *non encore en possession d'un Grillon*) rencontre une proie « à réactions diminuées » au lieu d'une proie à réactions normales; c'est-à-dire, en fait, lorsqu'elle est mise en présence d'un Grillon qui avait déjà été paralysé par un autre *Liris*, ou par elle-même, auparavant, et abandonné sur le terrain, à un stade plus ou moins avancé de « réveil » de cette paralysie; le *Liris* peut d'ailleurs aussi s'abstenir de piquer un tel Grillon.

Si toutefois la paralysation *c* est exécutée, on remarque que, *juste au moment de la rencontre avec le Grillon, la Guêpe se met d'ordinaire spontanément en posture de piqure Ia*, comme lorsqu'elle paralyse « normalement » son Grillon, bien que la paralysation de type *c* ne comporte pas l'exécution de cette piqure; dans la mesure où le Grillon ne réagit pas vigoureusement à ce contact, par la fuite et une résistance opiniâtre, *la Guêpe abandonne cette posture*, sans avoir infligé la piqure *Ia*, comme on peut s'en assurer par la suite, grâce à l'étude

des traces de piqûres; elle prend alors la posture *III, I Ib*, caractéristique du début de la paralysation atypique de type *c* et correspondant à la piqûre de base : *I Ib*; le *Liris* infligera alors un nombre de piqûres proportionné à l'intensité des réactions opposées par le Grillon (voir plus haut), soit *I Ib* seulement, ou *III+I Ib*, si les réactions sont très faibles ou faibles; *III+I Ib+IV*, si les réactions sont assez fortes ou fortes, sans aller toutefois jusqu'à la possibilité de fuite (auquel cas la paralysation a toutes chances d'être « complète, normale »).

2° Les paralysations *c*, après la phase de chasse normale du cycle nidificateur (second cas), se situent à un moment du cycle où la *Guêpe* était déjà entrée en possession d'un Grillon (durant la phase de chasse du cycle considéré); en fait, on les observe surtout chaque fois et tant que le Grillon qu'est en train de manipuler la *Guêpe* se montre capable d'opposer une certaine résistance à ces manipulations, ou à leur libre déroulement; et même, à la limite, si l'opposition ne provient pas du Grillon lui-même, mais de toute autre cause externe : obstacle mécanique (racine, etc.) entravant le transport du Grillon, par exemple, ou tentative de « rapt » du Grillon, par un congénère, ou par l'opérateur, etc.

Dans l'ordre normal des choses, le Grillon est toutefois hors d'état d'opposer la moindre résistance sérieuse à la *Guêpe*, depuis sa paralysation, en phase de chasse, jusqu'à la fin de la nidification. Il arrive, cependant, que le Grillon, mal paralysé, se « réveille » prématurément; ou encore que la nidification s'étende sur une durée anormalement longue dépassant la période d'immobilité totale du Grillon. Enfin, il s'opère fréquemment des « échanges » accidentels de Grillons, entre plusieurs *Liris* se trouvant à des étapes différentes de leurs cycles nidificateurs respectifs, donc aussi du « réveil » de leurs Grillons.

Contrairement à ce qui se passait dans la catégorie précédente, le *Liris* qui entre en contact avec un Grillon (le sien par exemple), dans les présentes conditions, ne se met généralement pas spontanément en posture de piqûre *Ia*, caractéristique de la paralysation « normale » et de la phase de chasse, mais dans la posture *III, I Ib*, typique de la paralysation *c*, qui sera alors exécutée comme précédemment. Si d'aventure, le Grillon ainsi abordé se montre néanmoins capable de fuir à la suite de ce contact (cas rare), la *Guêpe* abandonnera secondairement la posture *III, I Ib* initiale et se mettra en posture *Ia*, qui préludera l'exécution d'une paralysation « normale » complète, bien que — insistons là-dessus — la *Guêpe* ne se trouve nullement en phase de chasse normale et spontanée, toujours annoncée par un comportement « de quête », et située de manière précise et constante par rapport aux autres activités du cycle.

Dans les deux catégories, l'intensité des réactions d'opposition du Grillon et le « degré d'achèvement » de la paralysation consécutive croissent ensemble, dans le même sens, et selon le même ordre d'apparition des piqûres effectivement distribuées, soit : *I Ib*, *III*, *IV*, *Ia*. Tou-

tefois, à intensités de réactions égales du Grillon, le degré d'achèvement de la paralysation tend à être plus bas dans la seconde catégorie, et d'autant plus bas, semble-t-il, que la phase de chasse est plus largement dépassée, au moment considéré. Tout porte à croire que *le seuil « général » de déclenchement des piqûres s'élève progressivement après la phase de chasse normale* (ou la dernière de celles-ci, si le cycle en comporte plusieurs) : ainsi, il est relativement difficile d'obtenir l'exécution de piqûres au moment où la Guêpe s'apprête à pondre (phase 5, du tableau VI, p. 57), c'est-à-dire à l'ultime moment du cycle où la Guêpe soit encore réceptive au Grillon (après la ponte, la Guêpe réagira aux « matériaux de clôture » du terrier).

Ces faits se traduisent, après la phase de chasse, par une forte proportion de paralysations réduites à *une seule piqûre : IIb*, plus rarement *III*, surtout dans le cas où l'opposition rencontrée par la Guêpe ne provient pas du Grillon lui-même.

Signalons à ce propos qu'une « gêne d'origine interne », représentée par exemple par de mauvaises conditions physiologiques de la Guêpe, peut aussi se traduire fréquemment par l'exécution de piqûres *après* la phase de chasse, à des Grillons totalement immobiles et sans qu'aucune opposition d'ordre externe ne puisse être décelée.

Ces différences entre aspects variés des paralysations *c* méritent une analyse susceptible d'éclaircir le mécanisme en jeu ou, au moins, d'apporter certaines précisions sur leur signification dans le comportement de la Guêpe.

D. — ANALYSE, DISCUSSION ET INTERPRÉTATION DES CONDITIONS ET MODALITÉS D'EXÉCUTION DES PARALYSATIONS « ATYPIQUES » DE CATÉGORIE C

a) Le caractère « incomplet » de la paralysation de type c, paraît manifestement en relation avec l'intensité des réactions opposées à la Guêpe par le Grillon, comme semble le montrer l'étude expérimentale de l'effet des variations de ce facteur, sur la paralysation (voir plus haut). La relation n'est cependant pas valable en toute rigueur, mais « statistiquement » seulement : parfois des Grillons peuvent recevoir des piqûres, alors qu'ils n'ont manifesté aucune réaction, ou ne pas en recevoir en dépit de réactions d'opposition non négligeables.

Ce facteur n'est donc pas seul en cause, il se compose avec d'autres, notamment l'intensité de la motivation (voir paralysations également « incomplètes », de type *b*), l'élévation, l'abaissement des seuils de déclenchement des piqûres (« durant » et « après » la phase de chasse, par exemple).

Finalement, *le « degré d'achèvement » de la paralysation* (en tant que réaction composée d'un certain nombre d'éléments successifs définis par des normes « moyennes »), *serait relié quantitativement et*

de manière simultanée, à l'intensité des stimulations interne et externe, agissant synergiquement ou concurremment sur la Guêpe. (Des éléments de la stimulation externe autres que l'intensité des réactions d'opposition du Grillon, la taille des proies notamment, paraissent susceptibles d'agir aussi sur le comportement de la Guêpe, notamment sur son degré d'excitation).

Mais à ces aspects « quantitatifs » de la paralysation de type *c*, que nous laisserons à présent, viennent se superposer des aspects « qualitatifs » traduits, notamment : *a*) par l'ordre d'apparition « atypique » des piqûres; *b*) par la réaction initiale spontanée du *Liris* envers le Grillon, différente durant ou après la phase de chasse (posture *Ia* dans le premier cas, *III*, *I Ib*, dans le second).

Ces influences « qualitatives », que nous allons tenter d'analyser à présent, paraissent imputables, non seulement à l'état interne du *Liris* (suivant que la paralysation se situe durant ou après la phase de chasse), mais également, de nouveau, à la stimulation externe provenant du Grillon (ces conditions sont plus ou moins inséparables). Ce que perçoit le *Liris*, ce n'est pas qu'une « quantité de réactions du Grillon », mais aussi une « qualité » de celles-ci : ainsi, la simple opposition sur place de la proie et sa fuite semblent perçues différemment par le *Liris* qui, en tout cas, y réagit différemment, puisqu'il infligera (premier cas), ou non (second cas), la piqûre *Ia*, pour une « quantité de réactions » d'opposition qui peut être sensiblement équivalente dans les deux situations.

C'est donc véritablement à une « situation stimulante », de nature complexe, intégrée, et comportant des éléments qualitatifs et quantitatifs, que semble répondre la Guêpe (voir, à ce sujet, les notions : d'afférence de situation proposée par ANOKHINE, 1957, de double quantification de LORENZ, etc.).

b) Caractère « atypique » de la paralysation de type *c*; influences et aspects « qualitatifs » en jeu. — Sous sa forme « qualitative », le problème de la paralysation de type *c* peut être posé de la façon suivante : pourquoi lorsque la « quantité » de réactions du Grillon croît régulièrement, de zéro à sa valeur normale, les piqûres apparaissent-elles au fur et à mesure, dans un ordre qui n'est ni quelconque, ni celui qu'on observe dans les conditions normales (et qui est *Ia*, *III*, *I Ib*, *IV*), mais dans un ordre particulier à ces paralysations atypiques, soit en moyenne *I Ib*, *III*, *IV*, *Ia* ? En langage physiologique, on pourrait ajouter, pourquoi le seuil de déclenchement n'est-il pas le même pour toutes les piqûres, pour une « quantité de réactions » du Grillon, et une intensité de stimulation interne données ?

En premier lieu, nous pensons avoir pu mettre en évidence l'existence d'un rapport entre les conditions d'exécution de la piqûre *Ia* et certains caractères des réactions du Grillon.

1° Influences d'ordre qualitatif exercées par les réactions du Grillon sur la paralysation c. — Pour des réactions croissantes du Grillon, l'apparition de la piqure *Ia*, dans la formule de paralysation de type c, coïncide sensiblement avec le moment où le Grillon devient capable d'échapper au *Liris* par la fuite, alors qu'auparavant il pouvait seulement s'opposer plus ou moins énergiquement, mais *sur place*, au *Liris*; il ne recevait alors, au maximum, que les trois premières piqures de la paralysation.

L'existence de cette discontinuité entre les conditions d'exécution de la piqure *Ia* et celle des autres, pour une croissance *régulière* de l'intensité des réactions du Grillon, suggérerait l'intervention d'une influence d'ordre plutôt « qualitatif ».

Plusieurs faits viennent plaider en faveur de cette hypothèse.

a) Nous avons signalé déjà qu'une opposition ne provenant nullement du Grillon (racine entravant le transport, par exemple) est néanmoins susceptible de déclencher l'exécution de piqures, en général sur le modèle de la paralysation c. Or, manifestement, on ne peut invoquer une action quantitative liée aux réactions du Grillon, nulles ici. Par contre, chaque fois et aussi longtemps que la condition « opposition aux manipulations du *Liris* sur le Grillon » est réalisée, la Guêpe peut administrer des piqures (dans la grande majorité des cas, conformément à une paralysation de type c).

Tout porte donc à croire que le déclenchement des piqures peut n'être pas relié exclusivement et rigoureusement à la perception directe des réactions mêmes du Grillon par la Guêpe, bien que ces réactions aient indéniablement une valeur significative envers l'exécution des piqures paralysatrices. Ce serait bien un état, une situation équivalents (opposition, fuite, etc.) qui auraient produit les mêmes effets réactogènes spécifiques; les réactions du Grillon pourraient bien n'être que des « signes » attachés à ces situations.

b) Ces faits nous paraissent d'autant plus vraisemblables qu'on peut obtenir même une *paralysation normale, complète* (avec piqure *Ia* normalement liée à la fuite du Grillon), *alors que le Grillon n'a manifesté aucune réaction (ni opposition ni fuite)* au contact de la Guêpe; c'est notamment souvent le cas après qu'un *Liris* ait été dépossédé de son Grillon, soit accidentellement, la Guêpe perdant par exemple sa proie, ou activement, un autre *Liris* ou l'opérateur cherchant à s'emparer du Grillon. (Notons qu'une nouvelle phase de chasse naît si, au bout d'un certain temps, le *Liris* n'est pas rentré en possession de son Grillon perdu ou dérobé.)

Là encore, les réactions du Grillon n'y sont manifestement pour rien (on peut même utiliser un Grillon mort depuis peu); c'est la « situation » qui paraît en cause; elle est d'ailleurs absolument équivalente, en apparence, à la fuite du Grillon (qui déclenche normalement, dans la phase de chasse, la paralysation complète): elle représente une *soustraction* du Grillon (active dans ce dernier cas) à la Guêpe qui se trouvait en contact ou cherchait à entrer en contact avec l'Orthoptère.

Ces faits éclaireraient donc un aspect bien connu des observateurs : la relative facilité avec laquelle les Guêpes prédatrices infligent, en des circonstances fort variées, des piqûres à leur proie, déjà paralysée préalablement. Or, la seule chose qui soit en général toujours réalisée dans ces circonstances est la situation « opposition » aux libres manipulations du prédateur sur sa proie, ou bien « soustraction » (ou tentative de soustraction) de la proie à la Guêpe; l'exécution des piqûres paralysatrices serait donc liée autant à ces deux situations qui sont normalement réalisées durant la phase de chasse qu'aux réactions correspondantes du Grillon.

Soustraction et opposition de la proie sembleraient donc avoir dans certaines circonstances au moins, une valeur réactogène *différente* pour la Guêpe.

c) Signalons enfin que nous avons pu obtenir plusieurs fois l'exécution isolée de la seule piqûre *Ia*, en réponse, semble-t-il, à la situation « fuite = soustraction du Grillon » séparée de la situation « opposition sur place » (cette exécution ne s'observant en général qu'en « début » de phase de chasse, ce qui n'est pas le cas ici).

Nous avons utilisé un Grillon ayant reçu au préalable toutes les piqûres à l'exception de la première *Ia* (« omise » par la Guêpe ou éliminée expérimentalement), ce qui laissait à la victime l'usage des seules pattes postérieures qui pouvaient effectuer sporadiquement de brusques détenteles lorsqu'elles subissaient l'action d'un excitant externe, sans pour autant que le Grillon soit capable de s'opposer efficacement, « sur place », aux manœuvres de la Guêpe.

Or, le *Liris* n'exécutait généralement la piqûre *Ia* que dans la mesure où son contact avec le Grillon déclenchait de violentes « ruades » des pattes postérieures; celles-ci ayant pour effet de projeter au loin soit le Grillon, soit son agresseur, bref de les *séparer*.

Il est difficile de savoir, toutefois, si ce sont les réactions des pattes postérieures (perçues par la Guêpe) ou la perception de la « situation » (fuite ou soustraction du Grillon) qui ont influencé la Guêpe. Nos observations sembleraient montrer que ces facteurs peuvent intervenir tous deux séparément ou simultanément suivant les circonstances (comme déjà dans le cas de l'opposition sur place, perçue soit par les réactions mêmes du Grillon, soit en tant que situation).

Quoi qu'il en soit, le déclenchement de la piqûre *Ia* paraît pouvoir être relié essentiellement à la soustraction (active ou passive) du Grillon ou aux réactions de celui-ci qui y correspondent normalement (usage des pattes postérieures sauteuses principalement). Or, il n'est pas inutile de souligner que la piqûre *Ia* est précisément la piqûre *paralysatrice des pattes postérieures sauteuses*, normalement responsables de la fuite du Grillon (par sauts). Faut-il n'y voir qu'une simple coïncidence ? Tout ce que l'on peut faire est de constater que la paralysie des pattes postérieures du Grillon ôte bien à celui-ci toute possibilité sérieuse d'échapper ou de se soustraire au *Liris*...

Finalement, les conditions de paralysation semblent se situer autour du schéma simplifié suivant, en ce qui concerne l'effet qualitatif des réactions du Grillon :

RÉACTIONS DU GRILLON (OU SITUATIONS ÉQUIVALENTES)	EFFET SUR <i>Liris</i> MODALITÉ RÉACTIONNELLE DÉCLENCHÉE
Fuite + opposition	Paralysation de type <i>a</i> (avec piqûre <i>Ia</i>).
Opposition (seule)	Paralysation de type <i>c</i> (pas de piqûre <i>Ia</i>).
Fuite (seule)	Piqûre <i>Ia</i> (isolée ou parfois incluse dans paralysation complète).

La piqûre *Ia* ne fait donc pas partie des conditions moyennes dans lesquelles on observe typiquement une paralysation de type *c* (réactions du Grillon diminuées et essentiellement sur place); son apparition dans la formule de paralysation coïncide avec le moment où la paralysation *c*, d'atypique, devient « typique », normale, en même temps que les réactions du Grillon.

Mais l'ordre d'apparition des différentes piqûres dans les formules de type *c*, y compris la piqûre *Ia*, ne peut être expliqué uniquement par l'influence des réactions du Grillon ou celle des « situations » correspondantes; des influences d'ordre *interne*, dont nous allons tenter l'analyse, interviendraient également.

2° Influences d'ordre qualitatif en rapport avec le déroulement cyclique spontané des activités spécifiques du *Liris*. La paralysation, surtout sous sa forme atypique, ne peut être interprétée sans tenir compte de sa « situation » dans un ensemble d'activités, dont la distribution temporelle est *cyclique*. La rythmisation des activités nidificatrices a en effet certaines répercussions sur le comportement du *Liris*, ainsi que sur les activités constitutives du cycle nidificateur, que nous allons tenter de préciser et d'analyser brièvement.

A. — ANALYSE ET SIGNIFICATION DE LA RÉACTION SPONTANÉE INITIALE MANIFESTÉE PAR *Liris* PRÉALABLEMENT A L'EXÉCUTION DE SES ACTES SPÉCIFIQUES. — Lorsque l'acte spécifique qui sera exécuté par *Liris* dépend des réactions provoquées chez le Grillon par le contact de la Guêpe, il est bien évident que le Sphégide ne peut « savoir », ni par conséquent prévoir d'avance, si le Grillon réagira ou ne réagira pas, ni de quelle manière et avec quelle intensité il réagira, dans le cas où il était *immobile* avant d'être abordé par la Guêpe. Or, on constate qu'au moment d'entrer en contact avec un tel Grillon, le *Liris* prend presque toujours une attitude (— « réaction spontanée initiale ») caractéristique d'un des multiples actes spécifiques qu'il peut exécuter sur le Grillon (la piqûre, le malaxage, la ponte, le transport, etc.) et qui

dépendent, normalement, chacun, du comportement du Grillon abordé; mais comme ce dernier est encore inconnu de la Guêpe, dans le cas et au moment considérés, on peut alors admettre que l'attitude prise pourrait-on dire « a priori », et spontanément par la Guêpe, est avant tout l'expression de l'état réactionnel du *Liris*, à ce moment, puisqu'elle ne peut être reliée à l'influence réactogène de la « situation externe » à laquelle elle est normalement associée.

En d'autres termes, ce véritable « intent movement » montre que la Guêpe était en quelque sorte préparée à exécuter un certain acte spécifique (la paralysation typique par exemple, si l'attitude spontanée était la posture de piqure *la*, prélude d'une telle paralysation) et par conséquent sensibilisée particulièrement à la situation externe normalement associée à l'exécution de cet acte spécifique (Grillon présentant des réactions « normales » et complètes, dans le cas de la paralysation complète typique).

Chacun des différents actes spécifiques du *Liris* peut être ainsi annoncé par des attitudes spontanées suffisamment caractérisées et précises (notamment sur le corps du Grillon) pour qu'il soit impossible de les confondre entre elles, en général.

Apparaissant dans les conditions précédemment décrites, une telle attitude spontanée est donc un « signe externe » de l'état réactionnel momentané du *Liris* : elle indique le niveau, le stade, du cycle spontané, sous-tendant les actes spécifiques, auquel est parvenue la Guêpe, en révélant à quel stimulus externe — partie du corps du Grillon, par exemple — la Guêpe était spontanément sensible ou réceptive alors (et dans la mesure où elle n'a pas réagi aux autres stimuli présents qui peuvent normalement déclencher l'exécution des actes spécifiques).

L'ordre dans lequel se succèdent spontanément ces réactions initiales (reflet de la sensibilité *différentielle* du *Liris* au milieu) porte donc l'empreinte des variations cycliques internes de la Guêpe, à mesure que se déroule le cycle nidificateur : ainsi, entre la « phase de chasse » et la ponte du cycle normal, *Liris* est spontanément réceptif au Grillon, à l'exclusion des autres éléments réactogènes (terriers, trous du sol, « matériaux de clôture », etc.) auxquels il réagit sélectivement à d'autres moments du cycle.

Chacun des actes spécifiques qui sont exécutés sur le Grillon par la Guêpe mettent en jeu, de manière constante et précise, une portion *limitée* du corps de la proie que nous appellerons, pour cette raison, *l'aire caractéristique* de l'acte spécifique considéré (aire de piqures pour la piqure; base des pattes antérieures pour le malaxage; antennes pour le transport; espace ventral entre les pattes antérieures et moyennes pour la ponte : voir tableau VI, p. 57).

Cependant, le thème spécifique annoncé par la réaction spontanée initiale du *Liris* n'est pas toujours celui qui sera effectivement exécuté; ce peut être un autre acte spécifique, qui sera alors l'« acte terminal », par rapport à la réaction spontanée initiale : ainsi, un *Liris* « en chasse », qui s'apprêtait à paralyser un Grillon, ce qu'atteste de

sureroit la posture de piqure *Ia*, prise spontanément par la Guêpe, mise en contact avec un Grillon à réactions encore inconnues, peut fort bien finir par malaxer celui-ci, notamment s'il n'a pas opposé de résistance à la suite du contact (ce qui correspond à la situation normalement associée au malaxage).

L'acte terminal et l'acte spontané initial peuvent donc appartenir à des thèmes spécifiques différents. L'état réactionnel du *Liris* ne serait donc pas le seul à contrôler les voies motrices d'exécution des actes spécifiques de la Guêpe.

B. — LA DOUBLE ORIGINE DES INFLUENCES RÉACTOGÈNES SUBIES PAR LA GUÊPE AU MOMENT DE L'EXÉCUTION D'UN ACTE SPÉCIFIQUE. — Si la manifestation des réactions spontanées initiales du *Liris* n'est pas livrée au hasard — elle est caractéristique, en effet, de transformations internes s'effectuant dans un « ordre » moyen déterminé, donc *prévisible* —, il en va de même des actes spécifiques « terminaux » : chacun de ceux-ci est en général associé à une situation externe bien définie, à l'exclusion des autres (voir tableau VI, p. 57).

Si on met en présence un *Liris* se trouvant dans un certain état réactionnel, avec une situation externe déterminée — chacun de ces éléments appartenant à un thème spécifique *différent* —, il est possible de prévoir, presque à coup sûr, à quel thème spécifique appartiendront d'une part la réaction spontanée, d'autre part la réaction terminale, dans les limites toutefois où ces états et situations externes sont compatibles : ils doivent mettre en jeu une sensibilité, une réceptivité du *Liris* du même type (« Grillon », « terrier », etc.) qui limite l'écart possible entre chaque état réactionnel et les situations externes chronologiquement successives auxquelles peut répondre la Guêpe.

Le *Liris* est donc en mesure de déterminer (par voie sensorielle) la valeur réactogène significative spécifique de la situation externe rencontrée, donc en quelque sorte d'« analyser » cette dernière, puisqu'elle *modifie* sa réaction initiale en fonction de la situation externe, si celle-ci n'était pas en concordance avec l'acte spontané initial.

A chaque moment du cycle nidificateur de Liris, le comportement de la Guêpe subit donc la double influence de son état interne et de la « situation externe » dans laquelle il se trouve, qui se disputent les voies motrices d'exécution des actes spécifiques, dans les limites de l'accord possible entre leurs pouvoirs réactogènes respectifs.

Lorsque ces influences sont concurrentes, c'est-à-dire quand elles appartiennent à deux thèmes réactionnels et à deux « situations externes » différents (généralement séparés dans le temps, pour le cycle nidificateur « normal », moyen), l'activité de la Guêpe en porte presque toujours la double empreinte et apparaît alors souvent sous une forme que nous avons qualifiée d'« atypique »; cette activité réalise alors ce qu'on pourrait appeler un « anachronisme » — par exemple la distribution de piqures après la phase de chasse —, en ce sens que s'y trouvent réunies des influences généralement séparées

dans le temps et dans le cycle normal, et caractéristiques de phases différentes de ce dernier cycle.

Dans cet ordre d'idées, une paralysation se « résolvant » en malaxage (à la suite du contact avec le Grillon) représente un tel anachronisme, puisque ces deux activités, et les deux situations correspondantes, sont en général très nettement séparées dans le cycle normal.

La paralysation n'échappe pas à cette règle, et c'est sous cet aspect que nous allons aborder son étude dans l'espoir d'y découvrir l'origine de l'aspect « atypique » des modalités de type *c*, et des influences étrangères à la phase de chasse qui s'y manifestent (puisque une paralysation *c* peut s'observer en dehors de celle-ci). (Notons, avant d'achever ce paragraphe, qu'en cas d'action synergique des deux influences réactogènes, ce qui est de règle dans le cycle normal, la réaction spontanée aussi bien que la réaction terminale correspondent au même thème réactionnel; l'influence double subie par la Guêpe n'apparaît pas alors, les deux effets s'additionnant dans le même sens; l'activité prend alors sa forme la plus typique; il n'y a plus anachronisme, mais synchronisme entre les deux influences appartenant à la même phase et à la même situation externe du cycle nidificateur moyen, « normal »).

C. — ANALYSE ET INTERPRÉTATION DES RÉACTIONS « INITIALE » ET « TERMINALE » DU *Liris*, DANS LE CAS DE LA PARALYSATION. — En première approximation, pour la paralysation, *Liris* semble pouvoir être soumis à deux sortes d'influences correspondant aux deux situations « paralysation typique » et « paralysation atypique ».

Juste avant de paralyser un Grillon dont les réactions lui sont encore inconnues, Liris peut présenter deux sortes différentes de réactions initiales spontanées : la posture de piqûres Ia qui se situe en général « durant » la phase de chasse, et la posture de piqûres III, IIb, observée habituellement « après » cette phase (voir les différents cas des paralysations c). Si les réactions du Grillon sont sensiblement les mêmes, dans les deux cas, après ce contact initial, les piqûres qui seront effectivement données peuvent aboutir à la même formule de paralysation, en dépit des différences au départ (voir formules c).

L'identité des réactions terminales, dans les deux cas, qui est alliée à une identité des « situations externes », ne semble pas poser de problème particulier.

La différence apparaît au niveau des seules *réactions spontanées initiales*, qui seraient donc bien les signes de deux états réactionnels distincts; au demeurant ceci n'a rien d'étonnant, la Guêpe se trouvant à deux étapes différentes du cycle de transformations internes accompagnant le déroulement de la nidification.

La signification de la posture spontanée initiale *Ia* ne paraît pas douteuse; cette réaction fait partie du processus *normal* de la « phase de chasse » spontanée, lorsque naît l'impulsion de chasse supposée d'origine *interne*; elle en constitue la *première* manifestation, suivie en général de l'exécution de la piqûre correspondante (voir formules *b*).

C'est la signification de la posture *III, IIb*, en tant que réaction

initiale spontanée, qui pose un problème, car la situation externe est alors mise hors de cause, *Liris* s'étant mis d'emblée en posture de piqure III, IIb, sans attendre que se manifestent (ou non) les réactions du Grillon, normalement déterminantes du comportement ultérieur de la Guêpe; on peut alors se demander de quel « état réactionnel » cette posture « a priori » serait le signe ? nous ne lui avons trouvé, en effet, jusqu'à présent, aucune valeur ni signification particulières, dans la paralysation normale. Que peut-elle traduire à un « moment » du cycle où *Liris* ne « devrait » plus piquer son Grillon, déjà paralysé; la période de réceptivité aux aires de piqures, la « phase de chasse » normale,



FIG. 10.

Relations de contiguïté, ou de coïncidence, entre les aires de piqures III (hachures verticales) et IIb (hachures obliques), d'une part, et les aires de malaxage (hachures horizontales) et de ponte, d'autre part (représentée, en pointillé, par la silhouette de l'œuf, dont le pôle céphalique — en pointillé serré — a été supposé ici, collé par la Guêpe, sur le côté gauche du Grillon: du même côté où ont été représentées les autres aires). Gros points = « centres de dispersion » des piqures.

étant dépassée. Au moment considéré, et dans l'ordre « normal » des choses, la Guêpe « devrait » malaxer, transporter sa proie, ou pondre sur elle (voir tableau VI, p. 57); bref, exécuter une activité spécifique normalement *postérieure* à la paralysation et être réceptive aux territoires correspondants du Grillon, et qui sont autres que les aires de piqures.

Si des influences caractéristiques de ces activités *postérieures* à la paralysation se sont exercées sur la Guêpe au moment de la paralysation de type c, il faudrait donc en trouver des traces dans la posture initiale III, IIb.

Que révèle l'analyse, en ce sens, des faits observés ? (voir fig. 10).

1° La posture de piqures III, IIb correspond, en toute rigueur, à la posture de ponte (comparer la position du *Liris* et celle de son abdomen sur les clichés 4, pl. IV et b, pl. VII).

2° La délimitation, sur le corps du Grillon, de l'aire de piqures IIb, relative à la piqure la plus facile à déclencher, dans les paralysations

de type *c*, coïncide très sensiblement avec celle de l' « aire de ponte » : en particulier le *Liris* colle le pôle céphalique de son œuf presque exactement sur l'emplacement où se situe le « point caractéristique » de l'aire de piqûres *Iib* (voir fig. 10).

3° L'aire de piqûres *III*, correspondant à la seconde des piqûres associées à la posture *III*, *Iib*, et la plus facile à déclencher, après la piqûre *Iib*, empiète également sur l'aire de ponte; de plus, elle englobe le même territoire que l'aire de malaxage (voir fig. 10).

Dans la mesure où elle correspond à une réaction initiale spontanée, la posture *III*, *Iib* pourrait donc bien traduire effectivement des influences étrangères à la phase de chasse (d'où l'aspect atypique des paralysations *c*) rattachées normalement à des actes spécifiques exécutés dans des phases du cycle postérieures à la phase de chasse.

D. — ANALYSE ET INTERPRÉTATION DES MODALITÉS « ATYPIQUES » D'EXÉCUTION DES PIQÛRES PARALYSATRICES DU *Liris* (PARALYSATIONS *c*). — L'hypothèse d'une influence rattachée aux actes spécifiques postérieurs à la paralysation s'accorderait en tout cas avec la place qu'occupe la posture spontanée *III*, *Iib*, par rapport à la chronologie normale de la succession des activités nidificatrices de la Guêpe, et avec les genres d'activités qui « devraient » être exécutées à ce moment.

Par ailleurs, la posture *III*, *Iib* en tant que réaction spontanée, peut difficilement être envisagée comme l'expression d'un état réactionnel propre à évoquer une paralysation, la première manifestation spontanée et « normale » de ce genre étant la posture *Ia*, comme on le sait, qui apparaît en « début » de phase de chasse.

Malgré les analogies apparentes, ce que nous avons décrit jusqu'ici comme une « posture spontanée » de piqûres *III*, *Iib*, par analogie avec celle qu'on observe dans la paralysation « normale », peut donc fort bien, au départ, lorsqu'elle apparaît spontanément, n'avoir aucunement cette valeur, même si par la suite, et en fonction de la situation externe rencontrée, des piqûres sont effectivement distribuées en partant de cette posture.

Tout ce qu'on peut dire au départ, est que le *Liris* se montre spontanément réceptif, à ce moment, aux parties corporelles ventrales du Grillon, situées entre les pattes antérieures et moyennes de l'Orthoptère, qui peuvent avoir une valeur significative aussi bien pour les piqûres (aires de piqûres) que pour des actes spécifiques autres que celles-ci, la ponte et le malaxage (aires de ponte et de malaxage).

A partir de cette posture, *Liris* peut passer effectivement à l'exécution des deux sortes d'actes (piqûres *III*, *Iib* ou ponte et préliminaires de ponte), suivant que la situation externe rencontrée, encore inconnue, se prête à l'une ou à l'autre de ces modalités réactionnelles spécifiques. La posture *III*, *Iib* pourrait donc être en réalité « indéterminée », « ambivalente », au départ; nous l'appellerons donc désormais, en considération de ces faits, posture *x* (comparer les clichés 4, pl. IV, et *b*, pl. VII).

L'indétermination de la posture *x* et la réversibilité des actes pouvant être exécutés à partir d'elle tiendraient donc finalement à la coïncidence spatiale, sur le corps du Grillon, entre les aires de piqûres *III*, *I Ib* et les aires de ponte et de malaxage, qui faciliterait l'amorçage, à partir de la posture *III*, *I Ib*, d'une paralysation située à un moment où la Guêpe était sensible à des territoires du Grillon impliqués dans des actes spécifiques autres que les piqûres et appartenant à des phases postérieures à la phase de chasse.

Il est difficile de croire que, dans ces conditions, l'ordre d'apparition des piqûres, dans la formule de paralysation, puisse rester identique à celui qu'on observe lorsque la paralysation est « amorcée » à partir de la posture *Ia* comme dans le cas typique, normal.

Sur le plan physiologique, la « sensibilité » particulière du *Liris* aux régions du Grillon situées entre les pattes antérieures et moyennes, pourrait en effet se traduire par un *abaissement du seuil de déclenchement des piqûres III, I Ib, par rapport à celui des autres piqûres*, qui réglerait l'ordre d'apparition des piqûres, à mesure que croît l'intensité des réactions d'opposition du Grillon.

On peut supposer, d'après ce que nous avons observé chez *Liris*, que la valeur du seuil relatif à chaque piqûre serait d'autant plus abaissée que les conditions nécessaires au déclenchement de la piqûre sont plus « proches », *dans l'espace ou dans le temps*, de celles dans lesquelles se trouve le *Liris* au moment considéré. En effet, nous avons signalé déjà que, pour une quantité de réactions donnée du Grillon, il était beaucoup plus difficile d'obtenir l'exécution de piqûres *après* que *durant* la phase de chasse (voir les différents cas de paralysations de type *c*), et d'autant plus qu'on s'éloignait de celle-ci.

En développant cette hypothèse, on trouve que l'ordre d'apparition des piqûres, quand se complète la formule *c*, devrait bien être tel qu'on l'observe : soit *I Ib* (aire la plus proche, dans l'espace, c'est-à-dire sur le corps du Grillon, de celle de ponte qui est supposée influencer la Guêpe au moment considéré), puis *III* (la plus proche, ensuite, dans l'espace); *IV* et *Ia* seulement *ensuite*; mais comme ces deux aires se trouvent situées sensiblement à la *même distance* de part et d'autre de l'aire de ponte, c'est la *proximité dans le temps*, de l'« état réactionnel » correspondant du *Liris*, qui départagerait les deux piqûres, en faveur de l'exécution préalable de la piqûre *IV*, l'aire *IV* étant la dernière des aires de piqûres à laquelle le *Liris* puisse être encore réceptif quand s'éteint la phase de chasse normale.

Si la paralysation *c* constitue un « retour en arrière », par rapport au déroulement cyclique habituel des actes du *Liris*, ce qui semble être le cas, il n'est d'ailleurs pas surprenant que la première piqûre *Ia*, dont l'exécution s'opère spontanément en phase de chasse, soit aussi la *dernière* qui puisse être déclenchée, en cas de « marche arrière », vers un état réactionnel déjà dépassé, si toutefois on admet l'action élévatrice du temps écoulé sur les seuils de déclenchement des actes spécifiques de la Guêpe.

Si cette dernière influence, « temporelle », était la seule en cause, l'ordre d'apparition devrait être alors exactement l'inverse de celui qu'on observe en conditions normales, soit IV, IIb, III, Ia; mais en même temps que s'écoule le temps, le pôle d'attraction, pour la Guêpe, se déplace sur le corps du Grillon, vers les territoires qui entreront en jeu après la paralysation (« influence spatiale »).

Mais l'existence de tels renversements de la chronologie normale des activités spécifiques cycliques, qui ne sont du reste nullement limités au seul cas de la paralysation, pose inévitablement le problème du « mode de fonctionnement » du cycle nidificateur de *Liris*; nous nous proposons de l'étudier très brièvement, en nous basant essentiellement sur les résultats empiriques déduits de nos observations.

Entre autres, la notion de phase, telle que nous l'avons utilisée jusqu'ici (notamment dans le tableau VI), pour simplifier les problèmes, semble donc devoir être révisée, puisqu'elle implique presque nécessairement une idée de succession *définie*, dans le temps. Elle assigne aussi à chaque acte spécifique, à chaque situation, à chaque état réactionnel, une *place* déterminée dans le cycle, ce qui n'est pas *forcément* le cas, comme on l'a vu à propos de l'administration des piqûres, par exemple.

E. — ETUDE SOMMAIRE DU DÉROULEMENT ET DE L'ENCHAÎNEMENT DES ACTIVITÉS SPÉCIFIQUES SUCCESSIVES DU *Liris*. — La succession des activités spécifiques du *Liris* n'est commandée exclusivement ni par les états réactionnels successifs du *Liris*, puisque les thèmes réactionnels correspondant aux réactions spontanées de la Guêpe, et qui en sont l'expression, peuvent être *modifiés*, en cas de variations significatives imprévues de la « situation externe », ni par la succession des situations externes rencontrées, le *Liris* n'étant sensibilisé qu'à certaines d'entre elles, à un moment donné, à l'exclusion des autres.

Il s'établit un équilibre entre ces incitations réactogènes spécifiques, d'ordre différent; le déroulement des activités successives réalise donc un compromis.

Les activités *effectivement* exécutées, ne suivent pas forcément l'ordre d'apparition, relativement constant, des réactions spontanées successives, sauf dans le cas du cycle nidificateur « normal », typique. La variabilité introduite dans la succession des activités proviendrait donc essentiellement du milieu externe, ou plutôt des variations imprévues de sa signification réactogène.

Ceci nous amène à envisager les changements de tous ordres qui accompagnent le déroulement d'un cycle nidificateur quelconque et qui intéressent : l'état réactionnel du *Liris*, ses activités spécifiques, les « situations externes » à valeur significative spécifique.

Une constatation s'impose en premier lieu : ces transformations ne s'opèrent pas indépendamment les unes des autres; il existe un certain rapport entre l'état momentané de chacun des facteurs variables du cycle.

Le cycle nidificateur peut donc être envisagé comme une véritable fonction, au sens mathématique du mot, d'un certain nombre de variables, dont les trois principales, ont déjà été citées; il est donc lui-même variable dans sa forme (cf. cycles « atypiques »), ce qui concorde avec les faits observés.

Chaque moment du cycle devra être défini *au moins*, par l'état de chacune des trois variables fondamentales, énumérées, ainsi, on sait déjà que l'état réactionnel et l'état du milieu externe significatif concourent *ensemble* à donner sa forme (suivant des normes spécifiques) à l'activité exécutée à ce moment et à contrôler le déroulement *ultérieur* du cycle.

Les activités atypiques du cycle (la paralysation de type *c* par exemple) pouvaient difficilement entrer dans un cycle nidificateur subdivisé en phases successives chronologiquement déterminées; par contre, il serait plus satisfaisant de les caractériser (ainsi que les activités « typiques », d'ailleurs) par ce qu'on pourrait appeler le « *réglage* », existant au moment considéré, entre l'état des trois facteurs variables principaux du cycle; c'est en effet ce réglage qui paraît spécifiquement le plus caractéristique pour chaque modalité réactionnelle (typique ou atypique), et *différent* pour chacune d'elles, quel que soit le cycle nidificateur considéré.

Les « conditions moyennes d'exécution » représentent ainsi, pour les diverses formes de paralysation, leurs « conditions de réglage ».

La notion de « réglage » n'implique plus du tout une délimitation de l'activité dans le *temps*, comme c'était le cas pour les « phases »; ni un « compartimentage » rigoureux entre les stades du cycle. Pour rendre compte de l'existence d'une paralysation *c*, « anormale », en phase de chasse « normale » (ce qui peut paraître bien paradoxal!), il est plus satisfaisant d'admettre qu'il y a eu *modification du réglage* « *normal* », pour la paralysation « normale », ce qui paraît bien être le cas, puisqu'en l'occurrence les *réactions du Grillon*, constituant l'une des variables intervenant dans le « réglage » (la « situation externe »), sont *diminuées au lieu d'être* « normales ».

Les activités « atypiques » s'accommodent donc particulièrement bien d'un schéma « relativiste », « dynamique » du cycle nidificateur, dans lequel on ne peut modifier *l'un* des facteurs sans changer du même coup *tout l'ensemble* auquel il appartient. La notion de « phase », de « séquence » ne nous semble pas rendre compte de ces faits, et n'est pleinement valable que dans le cas du cycle moyen, dit « normal ».

Les conditions de déroulement de *tous* les cycles de *Liris* peuvent être définis de la façon suivante :

Une activité spécifique du Liris peut (mais ne doit pas nécessairement) être déclenchée chaque fois et tant que se trouve réalisé, suivant les normes spécifiques, le « réglage » spécifique convenable, entre l'état réactionnel du Liris et l'état du milieu externe significatif pour la Guêpe.

Cette condition reste valable quel que soit l'ordre dans lequel ont

pu se trouver réalisés les « réglages » correspondant à chacune des activités spécifiques (dans les limites de compatibilité entre les états réactionnels et les « situations externes »).

Ce schéma tient ainsi compte également des cycles dans lesquels une même activité peut être exécutée *plusieurs fois*, le « réglage » se trouvant réalisé à plusieurs reprises : ainsi, la paralysation peut être observée depuis le début de la phase de chasse jusqu'au moment de la ponte, c'est-à-dire tant que le *Liris* est réceptif aux Grillons; d'autres activités peuvent n'être pas exécutées du tout, le réglage correspondant n'ayant pas été réalisé au cours de ce cycle.

La théorie du « réglage constant » (et de l'interdépendance entre les variables du cycle) exigerait que lorsqu'un acte spécifique a été déclenché inopinément (c'est-à-dire en dehors des normes cycliques moyennes), à la suite d'un contact avec une situation externe imprévue, l'état réactionnel s'aligne (au moins entre certaines limites) sur le changement intervenu. Il semble bien qu'il en soit ainsi : par exemple, un *Liris* auquel on a soustrait son Grillon finit, au bout d'un certain temps, par se remettre spontanément « en chasse »; l'état réactionnel se serait donc bien aligné sur la situation externe *nouvelle* (par rapport au cycle moyen) créée par le changement intervenu inopinément; et de fait, les réactions spontanées qui apparaîtront *ensuite* seront bien en accord, dans le sens du cycle normal, avec le nouveau mode de déroulement du cycle, à la suite du « décalage » intervenu dans la chronologie normale des activités spécifiques.

Mais l'existence de ces possibilités de remaniements de l'état réactionnel du *Liris* implique nécessairement l'intervention d'un mécanisme du type « rétro-actif », « afférentation en retour » (ANOKHINE), « feed back » des cybernéticiens, etc., permettant d'accorder le « programme » déterminé (le cycle nidificateur « normal ») aux modifications imprévues, survenant en cours d'exécution, et conformément à des normes spécifiques.

De nombreux auteurs ont signalé déjà des faits du même ordre, citons par exemple les observations de BAERENDS, TSUNEKI, etc., ayant trait au mode d'approvisionnement « au jour le jour », des larves, de certains Sphégides (*Ammophiles*, *Bembex*, etc.). Le rythme fondamental d'approvisionnement, obéissant à un « programme » préétabli, est constamment « corrigé », en fonction de l'état de la larve, des provisions amassées ou de modifications accidentelles. MORRIS signale la même possibilité d'ajustement, à propos de la parade nuptiale des *Epinoches*; les thèmes réactionnels cycliques des deux partenaires s'accordent entre eux en cas de « décalage ».

Les actes successifs de la Guêpe ne se déroulent donc pas de manière totalement « aveugle » et inexorable, en ce sens que le Sphégide est en mesure de prendre connaissance (nous ne disons pas conscience!), à tout instant, de l'état significatif des éléments réactogènes du milieu, aussi bien avant qu'en cours d'exécution de ses actes (en « analysant »,

par exemple, les réactions produites chez le Grillon abordé, comme nous l'avons signalé déjà).

Le mécanisme intime réalisant la confrontation entre les thèmes moteurs spécifiques potentiels et les messages sensoriels significatifs recueillis dans le milieu d'une part, la mobilisation de l'acte « spécifiquement » adéquat (avec ou sans « effet rétroactif ») d'autre part, et enfin la localisation nerveuse éventuelle des structures impliquées, nous sont inconnus.

Pour en revenir à la notion de réglage, nous en avons rassemblé l'essentiel dans le tableau VI (p. 57), en ce qui concerne les activités spécifiques « typiques », dans le cycle nidificateur dit normal.

Finalement, c'est le mode de variation, l'un par rapport à l'autre, de l'état de chacun des trois facteurs principaux subissant des transformations durant la nidification (soit : l'activité de la Guêpe, l'état significatif du milieu externe, l'état interne du Liris), qui nous paraît le plus susceptible de rendre compte, de manière satisfaisante, du déroulement des activités du Liris, tel que nous l'avons observé.

Il nous reste à préciser les conditions dans lesquelles un cycle nidificateur apparaît sous la forme typique ou sous l'une des multiples formes « atypiques » possibles.

F. — ETUDE COMPARATIVE SOMMAIRE DES CYCLES NIDIFICATEURS « TYPIQUES » (NORMAL, MOYEN) ET ATYPIQUES DE *Liris*. — La différence entre ces deux types de cycles est sensible. Le cycle « normal » prend un aspect « prédéterminé » très net; les activités y apparaissent sous une forme et dans un ordre *constants*, dits « typiques », ce qui lui confère la structure « caténaire » si caractéristique des comportements instinctifs (voir le tableau VI).

Les cycles « atypiques », par contre, donnent une impression d'« indétermination » très accusée, et même d'anarchie. Les activités peuvent s'y succéder dans un ordre et sous une forme très variés et éloignés de ceux du cycle « normal » (voir paralysations de type c).

Comment naissent ces différences ? En particulier comment se fait-il que les incitations réactogènes fondamentales, d'origine *externe et interne*, soient *constamment en accord*, dans le cycle normal stable, et non dans les autres, instables (la Guêpe étant obligée de modifier les thèmes réactionnels correspondant à certaines de ses réactions spontanées initiales). Dans le cycle normal, le *Liris* considéré se crée *lui-même*, en quelque sorte, toutes les situations externes significatives successives, à mesure qu'il exécute chacun de ses actes spécifiques; ces derniers sont alors les seuls responsables des modifications significatives apportées au milieu externe réactogène.

Dans le cycle atypique, l'une des situations externes au moins a été réalisée à l'insu de la Guêpe.

Il y a donc eu action *synergique* des influences réactogènes, dans le cas du cycle normal (où les transformations parallèles de tous les facteurs s'effectuent alors constamment « en phase », synchroniquement), et action *concurrente*, à un moment au moins, dans les

cycles atypiques, rompant ainsi la synchronisation des cycles de transformation parallèles.

C'est la *constance* des transformations parallèles qui donne aux réactions spontanées initiales du *Liris*, dans le cadre du cycle normal, un caractère véritablement « *anticipateur* », car elles « annoncent » l'acte qui pourra effectivement être exécuté, puisque celui-ci correspond à la fois à l'état réactionnel du *Liris* et à la situation externe que celui-ci s'est créée lui-même (et pour laquelle il a donc été « préparé ») en exécutant un certain acte spécifique, si toutefois aucun élément imprévu ne vient *modifier* entre temps cette situation.

PIÉRON a signalé l'existence de réactions anticipatrices déjà chez des organismes très primitifs comme l'Actinie, qui réagit à des signes généralement « avant-coureurs » des changements de marée qui influencent normalement son comportement; ces « réflexes » peuvent être « préconditionnés », ou acquis, ou fixés.

C'est au niveau de changements « insolites », dans la succession des situations externes que se situe la naissance du cycle « atypique », par rupture du synchronisme ou « déphasage » entre les cycles parallèles de transformations (de l'état réactionnel, du milieu externe significatif et des activités résultantes); ces cycles de transformations sont alors « déréglés » les uns par rapport aux autres, ce que confirme l'apparition, à ce niveau, d'une activité « *atypique* », la paralysation de type *c*, par exemple, au lieu de la paralysation « normale »; le réglage normal tend d'ailleurs à être rétabli ensuite, par la mise en jeu de l'effet rétro-actif, ou feed back, si du moins l'écart intervenu ne dépasse pas certaines limites. Citons, sans insister, quelques autres activités atypiques observées chez *Liris*, dans ces conditions, et portant presque toujours l'empreinte de la double influence subie, comme dans la paralysation de type *c* : les « tentatives de paralysation de matériaux de déblai, ou de clôture du terrier »; la « clôture de terriers à l'aide de Grillons », au lieu des matériaux typiques : petites pierres, etc.; le « ratissage », le « transport » de Grillons, « à la manière de déblais ».

C'est dans ces cas que la réaction spontanée qui s'était manifestée, juste avant le déphasage, perd alors son caractère anticipateur, le thème réactionnel annoncé, ne correspondant plus à la situation réelle rencontrée, ni à l'acte qui sera finalement exécuté.

L'élément d'*indétermination* des cycles atypiques proviendrait donc du milieu *externe*, dans la mesure où les états successifs, significatifs pour la Guêpe, de celui-ci, ne se présentent plus dans l'ordre habituel, et n'ont plus été créés au fur et à mesure par l'Hyménoptère.

Mais si *Liris* se montre capable de réagir *spécifiquement* (entre certaines limites, il est vrai) aux situations externes « significatives » qu'il peut rencontrer, qu'il n'a pas créées lui-même et qui ne correspondent pas exactement à son état réactionnel du moment (si on en juge par la réaction spontanée initiale), quelle est alors la fonction assumée par les états réactionnels successifs ? En d'autres termes, pourquoi

n'observe-t-on pas *exclusivement* des cycles atypiques, livrés entièrement au *hasard* des rencontres de la Guêpe ?

Tout d'abord, il est certain que l'état réactionnel tend à *limiter* les possibilités d'exécution des actes « d'origine externe », en éliminant l'influence des « situations externes » qui ne sont pas en rapport avec les éléments du milieu externe auxquels le *Liris* est « sensibilisé », par son état réactionnel, au moment considéré (ainsi, dans la moyenne des cas, un *Liris* « sensible » aux Grillons ne réagira pas aux terriers étrangers au sien, aux matériaux de clôture, etc., et réciproquement).

Un minimum de « préparation interne » préalable est donc requis pour permettre le déclenchement des actes imprévus « d'origine externe ».

Mais l'action sélective de l'état réactionnel ne se limite pas là : la Guêpe, dans l'état voulu, peut aussi, de surcroît, être orientée *activement* vers la situation externe spécifiquement « adéquate », grâce à la mobilisation constatée de toutes ses facultés adaptatives, tendues alors indiscutablement vers la recherche de cette situation : ainsi, peuvent être mis en jeu des phénomènes de *mémoire* intéressant la *localisation* habituelle de ces situations (le terrain de chasse, pour les Grillons, par exemple) par rapport à l'environnement, connu de la Guêpe.

Les déplacements et le comportement de l'Hyménoptère ont donc été *polarisés* en fonction de l'état réactionnel du moment et de la « situation externe » qui y correspond ; ce qui favorise donc l'atteinte élective de la situation externe « adéquate », au moment voulu.

C'est ce comportement polarisé, ou comportement de quête, qui est mis en défaut, au moins une fois, dans le cycle atypique, à l'occasion de la rencontre *fortuite* avec une situation imprévue, que n'a pas recherchée *activement* la Guêpe, et à laquelle elle a pourtant réagi spécifiquement ; le *hasard* aura donc été introduit dans le cycle nidificateur à la faveur de cette rencontre « fortuite ».

Ce serait donc en diminuant, ou même en éliminant, la part du hasard, que les états réactionnels successifs du *Liris* opéreraient une sélection efficace et « active » parmi les différents actes spécifiques possibles à un moment et dans des circonstances donnés ; assurant ainsi le maximum de *stabilité* au cycle « normal », le seul qui bénéficie *constamment* de cette possibilité d'orientation *active* du *Liris* vers les situations externes auxquelles il a le plus de chances de pouvoir « répondre », celles-ci correspondant aux actes mêmes que la Guêpe s'appropriait *spontanément* à exécuter, comme en témoigne l'attitude initiale que prend celle-ci avant d'avoir pu déterminer la valeur significative de la « situation » abordée ; les influences réactogènes d'origine interne et externe sont alors constamment synergiques. (Le caractère *actif* de l'orientation du *Liris* apparaît pleinement lorsque le prédateur se rend délibérément, sans « essais et erreurs » et sélectivement, à l'endroit où il était « habitué » à trouver la situation correspondant à son état réactionnel du moment [au « terrain de chasse », pour les

Grillons, par exemple], même si cette situation n'y existe plus actuellement : les Grillons, par exemple, ayant été placés récemment ailleurs par l'expérimentateur.)

Le cycle nidificateur « normal » est d'ailleurs doublement avantage, sur les cycles atypiques, par l'orientation active du *Liris*, mais aussi par le hasard, car le mode de succession de ses activités constitutives ainsi que celui de ses états réactionnels associés correspondent aux conditions qui ont le plus de chances de se réaliser naturellement et en tenant compte des données spécifiques mises en jeu.

Dans cette optique, l'état réactionnel du *Liris* « favoriserait » bien plus qu'il ne « commanderait » impérieusement, le déroulement « normal » du cycle nidificateur.

Revenons un instant sur les différentes « situations externes significatives » auxquelles la Guêpe peut « répondre » lorsqu'elle les rencontre *inopinément*, dans le cadre des cycles « atypiques ». Le cas-limite de réduction d'un « cycle nidificateur » est celui qui comporte la ponte *directe, sans qu'aucune des activités préalables à la ponte n'ait été exécutée* (creusement du terrier, paralysation, malaxage, transport et introduction du Grillon dans un terrier). C'est habituellement ce qu'on peut observer lorsque le *Liris* est mis en présence (fortuitement, en général) d'une « situation externe significative de ponte » (voir définition simplifiée, dans le tableau VI, p. 57), réalisée sans l'intervention de la Guêpe considérée, par un autre *Liris*, par exemple.

Dans un cycle nidificateur, *Liris* peut donc exécuter *plusieurs fois* une activité ou une tranche d'activités, ou ne *pas* les exécuter *du tout*, selon qu'il se trouvera plusieurs fois — premier cas —, ou ne se trouvera jamais — second cas —, dans la situation externe requise, et dans les limites de compatibilité entre les états réactionnels et les situations externes.

On ne manquera pas de constater aussi que la « situation externe de ponte » renferme synthétiquement, et en puissance, toutes les autres situations externes significatives qui *précèdent* la ponte, dans le cycle normal, et qui figurent donc des « étapes » conduisant à celle-ci (voir tableau VI).

En fait, le *Liris* ne pond jamais, du moins autant que nous ayons pu nous en assurer, tant que les conditions de la « situation externe de ponte » ne sont pas *toutes* entièrement remplies.

Ces conditions forment, avec celles du « réglage constant », la trame la plus constante de tous les cycles que nous ayons pu observer, typiques ou atypiques.

La ponte n'est d'ailleurs pas déclenchée *automatiquement* par la simple présentation de la « situation externe de ponte » au *Liris*, si par ailleurs la Guêpe n'est pas dans l'état interne (physiologique) voulu : l'effet de feed back a alors atteint la limite de ses possibilités d'accord entre les états réactionnels du *Liris* et les « situations

externes » ; mais en deçà de cette limite, l'instant de ponte peut être considérablement avancé ou reculé.

Dans un cycle nidificateur, *tant que ne sera pas réalisée entièrement la situation externe significative de ponte, on observera l'exécution d'activités « normalement » préalables à la ponte, et en général de celles qui sont normalement et spécifiquement associées à la partie du « programme » non encore réalisée.*

Dans les conditions naturelles, le cas de la ponte *directe* paraît d'ailleurs rare; le hasard ne favorise pas, en effet, la rencontre d'une situation externe de ponte par le *Liris*, l'espèce n'étant nullement grégaire; d'ailleurs le *Liris* n'est en général réceptif aux terriers autres que le sien (où il trouverait ladite situation) que tout au *début* de son cycle (phase d'acquisition d'un terrier); or, à ce moment, l'état interne de la Guêpe (en rapport avec le degré de maturité de l'œuf notamment) ne s'accorde sans doute le plus souvent pas encore à la ponte *directe*, même compte tenu de l'effet de feed back possible : *Liris détruit* alors fréquemment cette « situation externe de ponte » et en emprunte les éléments qui correspondent à son état réactionnel du moment (terriers ou Grillons), quitte éventuellement à recréer *par la suite*, exactement la même situation dans le même terrier et avec les mêmes Grillons.

En conditions d'élevage, par contre, de nombreux *Liris* et de nombreux terriers peuvent être rassemblés sur un espace très exigu; les chances de rencontre avec des « situations externes de ponte toutes préparées » (et d'autres situations « toutes prêtes ») sont alors considérablement augmentées. Or, on constate qu'un *Liris* ayant pu pondre *directement* (sans avoir exécuté préalablement d'autres activités nidificatrices préalables) un certain nombre de fois, à la faveur de ces circonstances particulières, manifeste alors une vive attraction envers les « situations externes de ponte toutes préparées », aux dépens d'ailleurs des autres situations externes, mises normalement en jeu préalablement à la ponte, qui perdent corrélativement de leur pouvoir attractif : le *Liris* considéré peut cesser progressivement de rechercher ces dernières et même d'y réagir, lorsqu'il les rencontre par hasard (il s'abstiendra ainsi de chasser et de paralyser les Grillons, même si ceux-ci viennent littéralement se « jeter dans ses pattes »).

En liaison avec la naissance et la croissance de cette sensibilité particulière, « préférentielle », vis-à-vis des situations externes de ponte toutes préparées, s'organisent de nouvelles habitudes de comportement (par conditionnement ? apprentissage ?) très différentes des normes moyennes; elles favorisent l'atteinte élective des situations externes de ponte : ainsi, les cinèses du *Liris* considéré sont-elles orientées quasi en permanence, et exclusivement, vers les *terriers*, et encore, seuls ceux d'entre eux qui renferment des éléments d'une nidification en cours retiennent-ils l'attention du prédateur (il ne s'agit donc pas des cinèses caractéristiques préalables à la phase d'acquisition « normale » d'un terrier, orientées, elles aussi, vers les trous du sol, *mais*

n'aboutissant pas électivement à ceux d'entre eux qui sont déjà occupés par d'autres nidifications).

Mais ce faisant, le *Liris* considéré rencontre constamment ses congénères en activité nidificatrice (occupés sur les lieux visités); or, il semble bien qu'il finisse progressivement par associer ces derniers à la présence de « situations externes de ponte toutes préparées », dont ils représenteraient en quelque sorte le « signe avant-coureur », visible de l'extérieur; en tout cas, la forte attraction exercée par les situations externes de ponte est reportée sur ces *Liris nidifiants*, et le *Liris* considéré prend alors, vis-à-vis de ses congénères, l'allure caractéristique du « parasite », « surveillant » constamment l'activité de son « hôte » (cf. certains *Diptères Tachinides*, ou *Hyménoptères parasites obligatoires*), et déposant son œuf au moment opportun (parfois le « *Liris-parasite* » s'empare seulement des Grillons emmagasinés, les traîne dans un autre terrier et effectue alors seulement sa ponte).

De purement *fortuite* au départ, la ponte *directe* devient donc progressivement une *activité* habituelle, minutieusement « réglée » par rapport à l'environnement, tout comme c'est le cas des diverses activités constitutives du « cycle nidificateur normal ».

Bien plus, à force d'être assaillis par les *Liris-parasites*, semble-t-il, les *Liris-hôtes* peuvent aussi finir par adopter des habitudes particulières de comportement : ainsi, souvent ils ne quittent plus leur terrier approvisionné, comme ils le font normalement, quelque temps avant de pondre (le terrier restant alors ouvert à tout venant); ils sont postés « en sentinelle », à l'entrée du terrier et se précipitent sur tout objet mobile passant à proximité (et même éventuellement sur une ombre !), les mandibules ouvertes, le corps redressé.

Il est certes difficile de savoir si de tels comportements sont réellement *acquis* entièrement, dans la vie individuelle du *Liris*, ou si les circonstances favorisantes ont simplement mis en œuvre des potentialités spécifiques latentes, masquées dans les conditions moyennes; il n'est pas exclu non plus que ces comportements mettent en jeu des relations de *dominance* entre pondeuses.

En tout cas, ces exemples, qui ne sont pas isolés, illustrent la complexité et la multiplicité des influences pouvant agir de manière plus ou moins « plastique » et adaptative, sur le comportement du *Liris* et le diversifier, en dépit du nombre fort limité des schèmes réactionnels spécifiques « stéréotypés » dont dispose la Guêpe. De tels faits montrent aussi toute la prudence requise dans l'interprétation de comportements observés *occasionnellement*, et par conséquent séparés des circonstances antérieures qui auraient pu éventuellement leur donner naissance ou les avoir modifiés.

Ce tour d'horizon du cycle nidificateur du *Liris* aura pu mettre en évidence le fait que bien des aspects, à apparence anarchique, notamment en ce qui concerne la paralysation, si on part d'observations isolées trop peu nombreuses, peuvent trouver une explication logique satisfaisante, ne serait-elle que provisoire, si on les place dans un

faisceau d'observations suivies et multipliées, et surtout, effectuées sous des *angles* variés.

On aura pu se rendre compte également que le comportement, tel qu'on l'observe dans les conditions naturelles, « normales et moyennes », ne met généralement pas en jeu toutes les potentialités latentes existant dans la Guêpe; celles-ci sont révélées seulement dans des circonstances exceptionnelles telles qu'on peut les réaliser le plus favorablement dans des conditions artificielles, en élevage de laboratoire.

Nous ne voulons cependant voir dans cette étude qu'une méthode d'approche, un essai d'interprétation, ayant soulevé, en réalité, bien plus de problèmes qu'elle n'en a solutionnés, même sous une forme imparfaite; de nouvelles recherches et études plus approfondies sont nécessaires.

Il est temps de revenir au mécanisme même de l'exécution de la paralysation, dont nous avons pu étudier certains rouages par la méthode expérimentale.

CHAPITRE III

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES
SUR LE MODE D'EXÉCUTION
DES PIQUES PARALYSATRICES
ET SUR D'AUTRES ACTES SPÉCIFIQUES
DU *LIRIS*
RELATIFS AU GRILLON

I. — INTRODUCTION

En se basant sur la remarquable précision corporelle des piqûres du *Liris*, révélée précédemment, on peut considérer la paralysation comme un mécanisme dont l'*orientation*, sur le corps du Grillon, est sensiblement *constante*, dans les conditions normales.

Nous avons cherché à savoir ce qu'il advenait de ce mécanisme lorsqu'on apporte des modifications expérimentales à la morphologie « normale » du Grillon, « support » de la paralysation, par exemple en isolant ou en recombinaison entre eux, de diverses manières, des tronçons de Grillons portant les aires de piqûres. Le tableau VII, p. 91, montre schématiquement quelques-unes des combinaisons réalisées.

II. — MÉTHODE EXPÉRIMENTALE UTILISÉE;
DESCRIPTION SOMMAIRE

L'ablation d'une portion *apicale* plus ou moins importante du Grillon est la méthode la plus simple et la plus expéditive pour éliminer une ou plusieurs aires de piqûres (voir fig. 1 à 3, du tableau VII, p. 91).

Les recombinaisons d'aires de piqûres sont beaucoup plus délicates à obtenir. Les divers tronçons de Grillon choisis sont assemblés bout à bout suivant la combinaison désirée, à l'aide de deux fils métalliques

fins parallèles qu'on recourbe à leurs extrémités pour former « arrêt » (fig. 11, ci-dessous); la cohésion des éléments séparés est ainsi assurée aussi bien dans le sens longitudinal qu'axial.

Néanmoins, pour que de tels « Grillons » soient attaqués et piqués par la Guêpe, il faut que les réactions de l'ensemble et des parties constitutives soient conservées, sinon intégralement, du moins dans une proportion appréciable; il faut, pour cela, prélever des portions suffisamment *importantes* du Grillon et avoir soin de ne pas léser les ganglions nerveux moteurs innervant les appendices présents sur le tronçon considéré. Cependant, la durée de survie des tronçons est

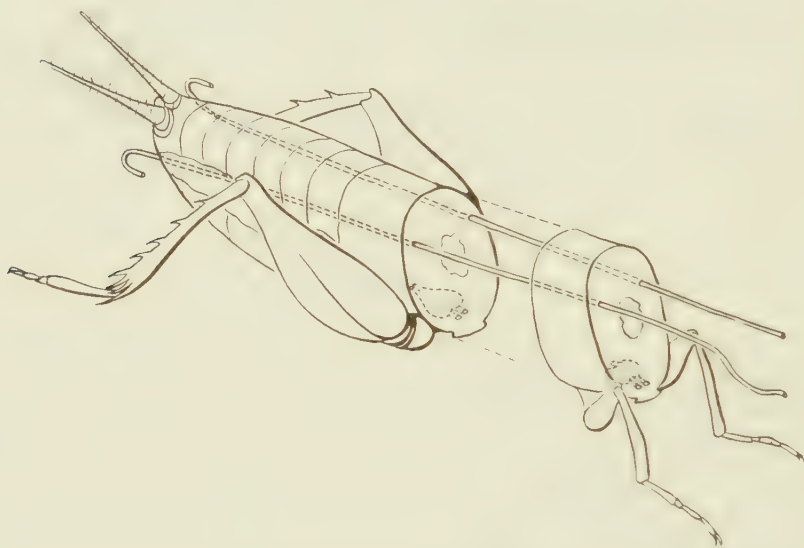


FIG. 11. — Schéma du dispositif expérimental employé. En pointillé : ganglions commandant les mouvements des pattes, vus par transparence. (Explications complémentaires dans le texte.)

en général fort limitée et les réactions motrices qu'on peut y provoquer perdent rapidement de leur intensité; on peut toutefois suppléer à cette défaillance, dans une certaine mesure, par des substituts artificiels (ébranlements mécaniques, etc.) susceptibles de produire au moins l'« amorçage » de la paralysation, la plus difficile à obtenir. Il faut aussi s'efforcer d'éviter les épanchements d'humeurs, qui confèrent rapidement au Grillon une valeur répulsive pour la Guêpe. Si l'on ajoute qu'au bout d'un certain nombre de telles expériences réalisées sur un même *Liris*, ce dernier manifeste une remarquable aptitude à « détecter » ces « Grillons-pièges » (qu'il refuse alors presque invariablement), on comprendra que le nombre d'expériences menées à bien reste relativement faible. Aussi les résultats obtenus ont-ils avant tout la valeur d'indications, d'ailleurs assez représentatives de

l'aspect moyen du phénomène, si on en juge par la concordance entre les différents résultats obtenus, qui se recoupent les uns les autres.

Seules, les expériences les plus typiques, correspondant à quelques-unes des combinaisons du tableau VII seront exposées ici.

III. — APERÇU SOMMAIRE DES PROBLÈMES ABORDÉS

Avant de décrire les expériences effectuées, délimitons brièvement les différents problèmes qu'elles touchent.

1° La limite des possibilités d'exécution des actes spécifiques du Liris relatifs au Grillon n'est pas révélée par l'observation courante, le Grillon ayant en effet une structure quasi invariable, dans les conditions naturelles; on peut espérer atteindre, ou au moins approcher cette limite, en étudiant les répercussions de modifications expérimentales apportées à la morphologie « normale » du Grillon.

2° La valeur spécifique des « aires caractéristiques » du Grillon, vis-à-vis des actes spécifiques correspondants du Liris. — Lorsque le Grillon est intact, le *Liris* effectue chacun de ses actes spécifiques sur une même partie limitée du corps du Grillon (à quelques exceptions près), que nous avons appelée déjà l'« aire caractéristique » de l'acte considéré : il s'agit des aires de piqûres en ce qui concerne les piqûres, de la partie basale et postérieure des pattes antérieures, pour le malarage, des antennes (plus rarement des palpes maxillaires), en relation avec le transport du Grillon, enfin, de l'espace ventral situé entre les pattes antérieures et moyennes, en ce qui concerne la ponte (voir fig. 10, p. 68). Il serait intéressant d'étudier les réactions de la Guêpe, en cas de suppression expérimentale de ces différentes aires caractéristiques.

Notons que ces aires sont souvent caractéristiques pour un groupe ou une espèce de Guêpes (parfois pour un genre de proie donné); elles ont donc une valeur assez générale. Comme les piqûres, les actes qui correspondent à ces aires sont orientés, de manière constante, sur le corps de la proie.

Chacun des actes spécifiques du *Liris* peut être décomposé en deux éléments distincts généralement successifs : une activité à caractère orienté, d'abord; puis l'acte d'exécution proprement dit.

Ces deux éléments, spécifiques, ont pu être séparés et précisés grâce aux expériences réalisées. L'activité « orientée » a, en effet, une précision spatiale telle (sur le corps du Grillon) que l'identification de l'acte auquel elle correspond peut être faite sans difficultés, même si

l'acte final n'a pas été, ou ne peut être, exécuté par la Guêpe : en cas de suppression de l'aire caractéristique notamment; l'acte considéré sera alors réduit à un « intent movement », c'est-à-dire à l'activité préalable orientée vers l'emplacement de l'aire caractéristique absente: l'avant de la tête du Grillon, où se trouvent normalement les antennes, par exemple, dans le cas de l'« intent movement » de transport du Grillon.

3° *Modalités d'intégration des actes élémentaires du Liris dans des « ensembles cohérents d'activités »*. — Les différents actes spécifiques élémentaires du comportement de *Liris* ne sont généralement pas isolés, indépendants les uns des autres; on les retrouve inclus dans des « ensembles » plus ou moins cohérents d'activités.

Le *Liris* n'inflige par exemple de piqure isolée, unique, que dans des circonstances bien particulières, que nous avons examinées dans les chapitres précédents, car, dans la règle, la piqure est intégrée dans un ensemble complexe et *cohérent* : la « paralysation complète », qui ne peut être considérée comme une simple « somme » de piqures, indépendantes les unes des autres.

Les expériences tentées devraient permettre en quelque sorte de « démonter » ces ensembles.

Les modalités d'intégration des actes élémentaires peuvent varier souvent entre des limites étendues, comme en témoignent par exemple les formes multiples que peut prendre la « paralysation » du Grillon, toujours à partir de *quatre* éléments fondamentaux : les quatre piqures paralysatrices de type différent dont peut disposer le *Liris*.

Ajoutons qu'un même acte élémentaire peut être exécuté dans des circonstances toutes différentes, il est alors intégré dans des tranches de comportement *différentes*, n'ayant apparemment aucun rapport entre elles. Ainsi, le malaxage, par exemple, semble avoir au moins deux significations bien différentes, ou en tout cas est observé dans deux types de circonstances distinctes, sous un aspect extérieur très voisin.

1° Immédiatement et de façon constante, *après la paralysation normale, même tout à fait en dehors de la période reproductrice* (avant le repos hivernal, par exemple); il aurait, dans ces circonstances, un rôle trophique, le *Liris* paraissant prélever des humeurs à sa proie. On constate en tout cas, régulièrement, l'existence d'une plaie ouverte, plus ou moins importante, après le malaxage, et que lèche avidement la Guêpe.

2° On l'observe aussi, de manière régulière, *juste avant la ponte*, il pourrait avoir alors la signification d'une « préparation de l'aire de ponte » ? : bien que l'apparence générale soit voisine (comparer les clichés 2, 3, pl. III et 1, pl. IV), il semble surtout que la *Guêpe repousse alors énergiquement les hanches antérieures du Grillon* (qui normalement sont étroitement rabattues sur l'aire de ponte) *vers l'avant du Grillon*, tout en les « luxant » par compression (cf. traitements variés infligés par les Guêpes prédatrices à leurs proies : « luxations de pattes ou d'ailes », chez les *Bembex*, etc.).

Ce sont précisément des modifications expérimentales (que nous ne relaterons pas ici) qui nous ont suggéré cette différence de signification, car elles ont montré que ce dernier genre de malaxage est exacerbé chaque fois que la Guêpe rencontre un obstacle ou une opposition à la libre atteinte de l'aire de ponte. On peut se demander laquelle de ces deux formes d'activité spécifique serait éventuellement fondamentale, et celle qui en serait dérivée; nous n'avons pu trouver aucun indice révélateur valable.

Maints autres exemples, du même ordre, peuvent être tirés du comportement de *Liris*, par exemple dans le creusement et la clôture du terrier; rappelons aussi l'« ambivalence » de la posture *x*, etc. Il existe donc incontestablement une « latitude d'intégration » des actes spécifiques élémentaires de la Guêpe, que précisera l'étude expérimentale.

4° **La valeur réactogène différentielle du Grillon.** — Les changements de la signification réactogène du Grillon, à mesure que se déroule le cycle nidificateur, ont été déjà abondamment illustrés dans ce travail; mais la réduction du Grillon en tronçons révélera dans toute sa plénitude cet aspect si particulier du comportement de *Liris*: elle permet de séparer les actes spécifiques de ce dernier non seulement dans le temps, mais également dans l'espace. L'Orthoptère est bien une véritable « mosaïque de situations stimulantes différentes » pour *Liris*. C'est peut-être cet aspect que mettront le mieux en lumière les expériences relatées plus loin; mais, avant d'exposer celles-ci, et afin d'en faciliter la compréhension et l'interprétation, examinons d'abord les « activités à caractère orienté » préalables à l'exécution même de chacun des actes spécifiques.

IV. — ANALYSE SOMMAIRE PRÉALABLE, DE L'ACTIVITÉ A CARACTÈRE ORIENTÉ PRÉCÉDANT L'EXÉCUTION DES ACTES SPÉCIFIQUES DU *LIRIS*

Nous avons signalé déjà plus haut qu'en général les Grillons n'étaient pas rencontrés au hasard par le *Liris* en « début de phase de chasse »; la Guêpe dispose en effet de possibilités d'orientation active vers ses proies spécifiques; elle sait, notamment, reconnaître sélectivement la trace (olfactive ?) laissée par leur passage et peut les suivre à la manière d'un chien de chasse lancé sur les traces du gibier; elle peut aussi agir en fonction du souvenir qu'elle conserve d'un lieu de chasse favorable, etc.

Des faits du même ordre existent en ce qui concerne l'atteinte de chaque aire caractéristique du Grillon, par la Guêpe, au moment voulu; cette atteinte n'est pas livrée non plus au hasard de contacts *fortuits* qui finiraient par mettre la Guêpe en contact avec la portion corporelle adéquate du Grillon (méthode des « essais et erreurs »). On constate que la Guêpe est orientée (ou s'oriente) vers l'aire caractéristique qui doit normalement entrer en jeu au moment considéré : avant la paralysation, par exemple, le *Liris* se dirige « vers l'arrière » du Grillon, où il trouvera ensuite l'aire de piqûres *Ia*; avant le transport, au contraire, c'est l'avant du Grillon qui attire la Guêpe, elle y saisira les antennes servant au transport; les postures spontanées initiales du *Liris* ne sont d'ailleurs que l'expression ultime de cette activité orientée, préalable à l'exécution des actes correspondants.

Nous nous sommes efforcé de déterminer la nature des indices orienteurs significatifs qui agissent sur la Guêpe, notamment grâce aux expériences réalisées et aussi en interprétant les « erreurs d'orientation » que l'on observe fréquemment.

Une première constatation s'impose : *ce n'est pas l'aire caractéristique elle-même qui produit directement un effet orienteur sur la Guêpe* : si on a soin de supprimer toute la portion du Grillon qui porte l'aire caractéristique considérée, le *Liris* demeure néanmoins capable d'être orienté correctement vers l'emplacement où « devrait » se trouver l'aire supprimée.

Les stimuli déclencheurs et orienteurs d'un acte spécifique donné du Liris seraient donc différents.

L'activité orientée de la Guêpe, préalable à l'exécution des actes spécifiques, ne saurait donc être réduite à une simple taxie en relation exclusive avec l'aire caractéristique en jeu, puisque la Guêpe peut se passer de percevoir *directement* cette aire, tout en conservant l'activité orientée correspondante intacte. Force est donc d'admettre que les parties corporelles *autres* que l'aire caractéristique peuvent avoir une valeur significative en rapport avec cette aire; les stimuli émanant de toutes les parties corporelles du Grillon, et recueillis par la Guêpe, sont donc *organisés* les uns par rapport aux autres; ils ne sont pas indépendants, bien qu'en apparence, et dans les conditions naturelles, seules les « aires caractéristiques » semblaient avoir une signification réactogène spécifique.

Chaque stimulus a donc une valeur significative par rapport à l'ensemble dont il provient; cette organisation serait donc apparemment du type « Gestalt ».

Ces faits ne paraissent pas pouvoir être reliés à une « *expérience sensorielle directe* » actuelle du type « mémoire kinesthésique » ou du type « conditionnement pavlovien », acquise durant la vie individuelle du *Liris* adulte. En effet, la « faculté d'extrapolation » citée existe, dans toute sa perfection, alors même que la Guêpe testée, à l'aide d'un Grillon « incomplet », semble n'être jamais entrée encore

en contact avec un Grillon « normal » auparavant. La Guêpe est alors orientée vers des parties corporelles du Grillon qu'elle n'a *jamais* connues (sauf dans la vie larvaire) et qui *n'existent pas* dans la combinaison réalisée; elle n'aurait donc pu y être conditionnée, à moins d'admettre que cela soit possible durant la vie larvaire de la Guêpe. Le caractère *préétabli* de ces réactions nous paraît alors manifeste; il s'agirait de normes spécifiques *inscrites* dans la Guêpe, et conformes à la morphologie « normale », spécifique, du Grillon (donc à l'exclusion des modifications *accidentelles* que peut subir celle-ci « actuellement »).

Examinons brièvement, à présent, ces « *effets orienteurs spécifiques* », dans le cas de la paralysation normale, qui nous intéresse particulièrement, dans cette étude.

Le résultat de l'activité préorientée initiale est, dans ce cas, la *posture de piqure Ia*; mais *avant* d'entrer en contact avec le Grillon, *Liris* se dirige déjà spontanément, « vers l'arrière du Grillon », sensiblement à hauteur des pattes postérieures, à la base desquelles se trouve l'aire de piqures *Ia*. On sait qu'au cours de la paralysation le *Liris* progresse, dans l'ensemble, *de l'arrière vers l'avant du Grillon*; la manœuvre de la Guêpe est donc orientée, de manière plus ou moins constante, par rapport à la *polarité antéro-postérieure du corps du Grillon*; elle l'est d'ailleurs également vis-à-vis de la *polarité dorso-ventrale* (seule la face *ventrale* recevant des piqures); la réaction initiale spontanée du *Liris* est « conforme » à ces polarités (vis-à-vis de la paralysation; dans le cas du transport du Grillon, la réaction initiale est orientée de façon exactement inverse, en ce qui concerne la polarité antéro-postérieure du Grillon, puisqu'elle intéresse *l'avant* de celui-ci, et non l'arrière).

Tentons d'analyser brièvement les stimuli qui ont orienté correctement la Guêpe *avant* son contact avec le Grillon.

A. — *Influence du sens de déplacement de la proie*. — Remarquons tout d'abord qu'un Grillon *en fuite* est *suivi* par le *Liris*, soit « à la trace » lorsque le Grillon est loin, soit directement « à vue », si la Guêpe vient de déloger sa proie; l'abordage de celle-ci, *par l'arrière*, en est donc facilité. On s'assure que cet effet est bien lié uniquement au *sens dans lequel se déplace la proie*, de la façon suivante : il suffit de traîner à vive allure, à *reculons*, un Grillon normal, à l'aide d'un fil, par exemple, pour le voir abordé souvent par son extrémité *antérieure* vraie, dirigée anormalement, dans cette expérience, *vers l'arrière du sens de déplacement du Grillon*. C'est alors, contrairement à l'habitude, au niveau de cette extrémité antérieure « vraie » que *Liris* peut chercher à se mettre en « posture de piqure *Ia* »; nous appellerons cette influence : « *effet orienteur lié au sens de déplacement de la proie* ».

Ajoutons qu'une fois le contact établi entre le Grillon et la Guêpe

(après la prise de posture *Ia*), *Liris* abandonne très rapidement ses tentatives de paralysation à partir de l'extrémité antérieure, et se réoriente alors, de façon « correcte », par rapport au pôle *postérieur* réel, du Grillon. En définitive, la paralysation se déroulera « normalement », d'arrière en avant, en dépit de la réaction primitive « erronée ». On pourra donc conclure :

a) Que l'effet orienteur lié au sens de déplacement de la proie est fort *grossier*, la perception *directe* de la polarité antéro-postérieure *réelle* du Grillon n'étant pas assurée, comme le montre l'expérience citée, laquelle est susceptible d'induire la Guêpe en erreur.

b) Que le sens de déplacement du Grillon n'est pas le seul à produire un effet orienteur sur *Liris*, préalablement à l'exécution de la paralysation, puisqu'en cas d'orientation « erronée » due à cet effet, la Guêpe est « réorientée », dans le bon sens, grâce à un *effet lié au contact du Liris avec le Grillon*.

B. — Influence de la forme du Grillon. — Un *Liris* « en chasse », qui aborde un Grillon *immobile*, se dirige en général tout de même *vers l'arrière* de celui-ci, en conformité avec le début de la paralysation normale, à condition que la distance séparant le Grillon de la Guêpe soit faible. Cependant, des « erreurs » d'orientation ne sont pas rares, qui sont « corrigées », comme dans le cas précédent, *une fois le contact établi entre le Grillon et la Guêpe*.

Tout porte à croire que cet effet orienteur est attaché à la perception visuelle de la *forme générale du Grillon*, ayant une valeur significative pour la Guêpe. En tout cas, l'ablation de parties *limitées* du Grillon (pattes, appendices variés, ou même la tête) ne l'altère pas sensiblement, tant que la « forme générale » (la silhouette) est à peu près conservée.

La précision de cet effet est relativement faible, mais supérieure à celle de l'effet préalablement signalé (sens de déplacement de la proie).

C. — Influence des réactions des pattes postérieures du Grillon. — Si on maintient un Grillon sur place, mais que celui-ci agite alors vivement ses *pattes postérieures*, un *Liris* en chasse se porte fréquemment en direction de ces pattes sauteuses, même à une distance telle que l'effet orienteur lié à la perception de la « forme générale » n'intervient généralement pas encore; il s'y met en posture de piqure *Ia* et poursuit « normalement » la paralysation.

Il semblerait donc bien que les réactions des pattes postérieures du Grillon, et plus généralement les *mouvements*, soient perçus avant, et plus facilement que les corps ou parties immobiles, et en particulier que la silhouette générale du Grillon. Il reste à savoir si l'effet orienteur observé est lié au mouvement lui-même, ou si celui-ci n'est qu'un

indice à valeur significative spécifique en rapport direct avec la piqure *Ia*; nous n'avons pu trancher cette question.

D. — Influence du contact direct avec le Grillon. — Les différents effets orienteurs préalables, antérieurs au contact avec le Grillon, sont en général assez *grossiers* et insuffisants à garantir l'atteinte directe par le *Liris* de l'aire caractéristique en jeu. L'orientation « fine » n'intervient qu'*après contact* du *Liris*, mais cette dernière faculté d'orientation sera envisagée ultérieurement, au fur et à mesure de l'exposé des expériences réalisées.

E. — Un effet orienteur grossier sur le comportement de la Guêpe, et relatif à la polarité *dorso-ventrale* du Grillon, paraît également attaché à la perception visuelle de la « forme générale » de la proie; les « erreurs » sont cependant fréquentes, surtout si on place les Grillons offerts sur le dos.

La *position du Grillon sur le substrat* a aussi son importance : l'orientation *spontanée* du *Liris* étant généralement correcte pour celle des faces qui est tournée vers le substrat (« normalement » la face *ventrale*); cet effet nous paraît comparable à celui qui est lié au sens de déplacement du Grillon; ces deux effets ne sont pas ajustés à la constitution morphologique même du Grillon, mais à des critères de comportement de celui-ci (déplacements, position sur le substrat).

De toute façon, une orientation « erronée » par rapport à la polarité *dorso-ventrale* du Grillon est à nouveau corrigée une fois que le contact avec le Grillon a été établi.

Signalons, pour terminer, que la Guêpe est guidée aussi par des effets orienteurs comparables à tous ceux que nous venons d'énumérer, avant d'exécuter des actes spécifiques autres que les piqures paralysatrices : le malaxage, le transport du Grillon, à un degré moindre la ponte. Fait remarquable, ces effets sont toujours accordés harmonieusement à la localisation corporelle de l'aire caractéristique, qui varie, on le sait, avec chacun des actes spécifiques. Il ne s'agit donc nullement d'effets orienteurs fixes et aveugles, agissant uniformément sur le comportement de la Guêpe : leur action est *différentielle* et adaptée aux actes spécifiques variés du *Liris*.

Ces faits étant précisés, nous pouvons exposer les expériences que nous avons effectuées essentiellement en rapport avec la paralysation.

V. — ÉTUDE DE L'INFLUENCE
EXERCÉE SUR L'EXÉCUTION DES PIQÛRES
PARALYSATRICES DU *LIRIS*,
PAR DES MODIFICATIONS « CHIRURGICALES »
APPORTÉES AU GRILLON

Les résultats des expériences, consignés ici, ont été subdivisés et numérotés, afin d'en faciliter la consultation ultérieure et la discussion générale.

**1° Suppression d'aires de piqûres
par ablation de portions terminales du Grillon**

(fig. 1 et 3, tabl. VII, p. 91).

a) EXPÉRIENCE 1. — *Suppression de l'aire de piqûres IV.* — La décapitation du Grillon a pour effet d'éliminer l'aire de piqûres IV, située sur le cou; elle n'entraîne qu'un minimum de conséquences postopératoires fâcheuses : la surface de section est petite, occasionnant des épanchements d'humeurs très réduits. La vigueur des réactions conservées par le Grillon s'en trouve peu modifiée, condition essentielle pour obtenir une paralysation *normale et complète*; toutefois, un excitant *externe* (mécanique, thermique, *attaque de la Guêpe*, etc.) est en général nécessaire pour déclencher ces réactions qui cessent d'apparaître « spontanément ». La survivance du Grillon est assurée pour plusieurs jours, sans diminution prohibitive des réactions, la plaie opératoire a ainsi le temps de se cicatriser convenablement, ce qui est un gros avantage pour faire accepter le Grillon par la Guêpe.

Dans leur ensemble, les résultats que nous avons obtenus par la répétition, un grand nombre de fois, de cette expérience presque toujours couronnée de succès, présentent une *constance* remarquable.

Répercussions moyennes sur le comportement de Liris.

1° La Guêpe exécute de manière absolument normale les trois premières piqûres de la paralysation complète, dont les aires figurent sur le Grillon offert; les effets orienteurs habituels n'ont nullement été troublés. 2° Après avoir infligé la piqûre *Iib*, qui précède immédiatement l'exécution de la piqûre IV, suivant les normes moyennes, *Liris*

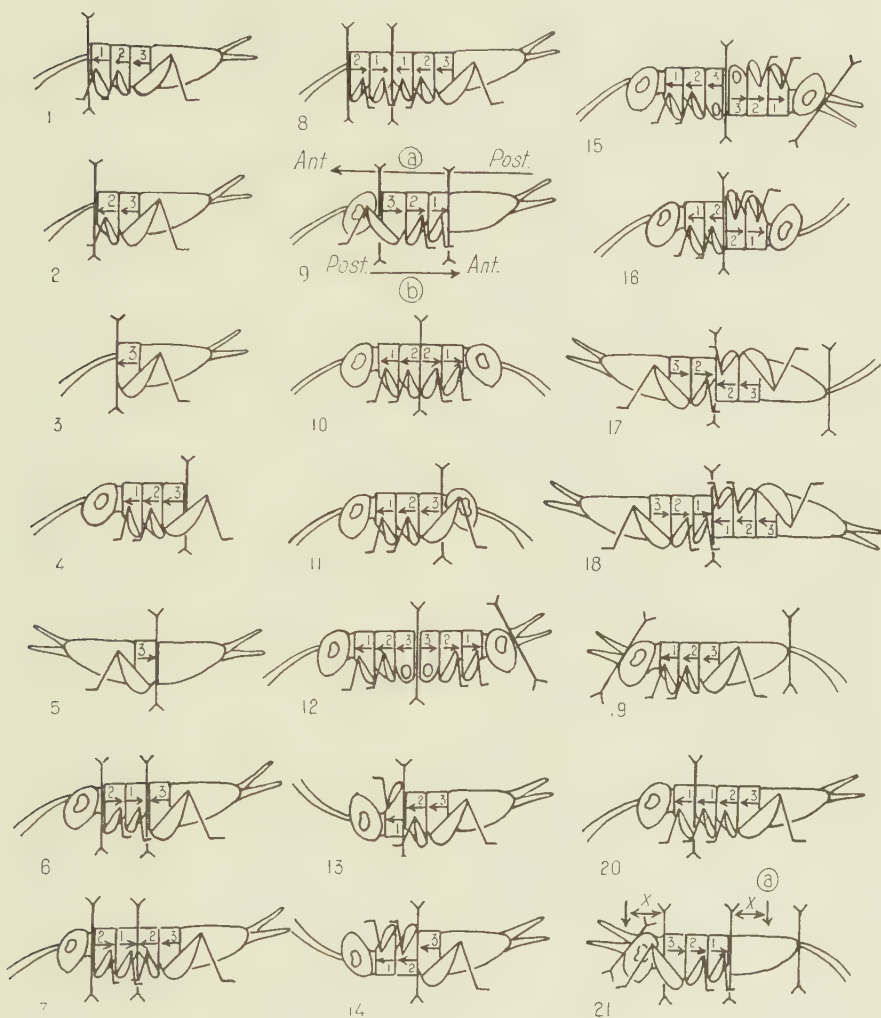


TABLEAU VII

MODIFICATIONS EXPÉRIMENTALES
APPORTÉES À LA MORPHOLOGIE NORMALE DU GRILLON

Les trois segments thoraciques sont numérotés de 1 à 3, de l'avant vers l'arrière du Grillon.

Dans chacun de ceux-ci, la flèche est dirigée vers le pôle *antérieur*, céphalique, du tronçon considéré.

Les niveaux des diverses sections transversales ont été indiqués dans chaque combinaison expérimentale.

Explications complémentaires dans le texte.

abandonne, comme à l'accoutumée, la posture *III, IIb* correspondante (voir pl. VII, *a, b, c*) et se met en « posture de piqûre *IV* » typique (voir pl. VIII, *a, b*), malgré l'absence de tête et d'aire de piqûres *IV*, sur le Grillon considéré. 3° En réalité, son extrémité abdominale vient déborder, vers l'avant, le niveau de section expérimentale et se place, dans le vide, sensiblement à la hauteur de l'emplacement habituel de l'aire de piqûres *IV* (voir fig. *a, b, c*, pl. VIII). 4° Aucun appui n'est offert à la Guêpe en cet endroit correspondant aux parties supprimées. On voit alors l'abdomen du *Liris* se rabattre, après quelques « tâtonnements » dans le vide, sur la région la plus antérieure du Grillon, celle donc qui est la plus proche de l'aire de piqûres *IV* disparue, c'est-à-dire au voisinage de la plaie opératoire; l'extrémité abdominale de la Guêpe y effectue d'intenses et minutieux mouvements de palpation : elle se déplace sur toute la surface antérieure du Grillon, s'insinuant dans les moindres interstices, s'attardant avec une insistance particulière sur les reliefs tégumentaires rencontrés. Ce manège présente toute l'apparence de méticuleuses *palpations tactiles* (topotactiles ?, chimiotactiles ?). L'examen attentif révèle que des pièces chitineuses (valves génitales ? gaine de l'aiguillon ?) émergent de l'extrémité abdominale du *Liris* et que ce sont elles qui, en réalité, entrent en contact avec les téguments du Grillon et balaient ceux-ci. 5° A quelques rares exceptions près, sur des centaines de cas observés, aucune piqûre n'est infligée au Grillon, à la suite de ces palpations, alors que « normalement », une piqûre (*IV*) « devait » être encore infligée. *Liris* rencontre cependant des « membranes molles » du Grillon que pourrait traverser aisément l'aiguillon, mais celles-ci ne semblent pas avoir le pouvoir de déclencher l'exécution de la dernière piqûre paralysatrice. 6° Il en va de même si l'extrémité abdominale du *Liris* rencontre, à ce moment, une authentique aire de piqûres, mais autre que l'aire *IV*, par exemple l'aire *III*, ce qui est fréquent, vu sa proximité avec la région « explorée » par la Guêpe.

Bien que la Guêpe dispose de cinq aires de piqûres différentes en tout — une seule sur six ayant été supprimée —, et qu'elle serait donc en mesure d'infliger quatre piqûres différentes, elle n'exécute que trois piqûres, c'est-à-dire un nombre égal à celui des ganglions présents; on retrouverait donc la pleine confirmation de la « règle » (moyenne) de la piqûre unique par ganglion.

Il reste à savoir pour quelle raison une quatrième et dernière piqûre n'a pas été infligée; plusieurs hypothèses peuvent être émises.

a) C'est parce que la Guêpe n'a pas trouvé d'aire de piqûres, et accessoirement de ganglion (éventuellement autres que l'aire et le ganglion *IV*) à l'emplacement normal où « devait » s'en trouver.

Dans cette éventualité, le déterminisme de la piqûre serait « spatial », car lié à la position d'un ganglion et d'une aire, par rapport à l'ensemble du corps du Grillon et par rapport aux autres aires et ganglions.

b) C'est parce que la Guêpe n'a pu entrer en contact avec une aire de piqûres, c'est-à-dire un nombre égal à celui des ganglions présents; on

trouver (par rapport à leur emplacement habituel, c'est-à-dire par rapport aux autres aires et ganglions, sur le corps du Grillon).

Dans cette éventualité, la piqure serait déterminée par la *nature* (morphologique ou anatomique) de l'aire et du ganglion.

c) Enfin, il faut peut-être que ces deux conditions (de « nature » et de « position ») soient réalisées *simultanément*, pour que la piqure soit déclenchée; l'expérience 4 apportera une réponse à ce problème (voir plus loin, p. 98 : 3).

Il ne faut pas perdre de vue, toutefois, que les aires, caractéristiques ou non, offertes à la Guêpe, doivent satisfaire à certaines conditions d'intégrité vitale, telles que : turgescence, souplesse des téguments, etc., fautes desquelles l'aire caractéristique normale elle-même risque de s'avérer impuissante à déclencher, au moment voulu, l'acte spécifique auquel elle est attachée; ce qui fausserait évidemment l'interprétation des résultats précédents. Ainsi, la Guêpe refusera souvent, par exemple, de pondre, même sur un Grillon indemne de toute intervention « chirurgicale », si l'aire de ponte ne satisfait pas aux conditions de fraîcheur requises, le Grillon étant par exemple anormalement amaigri ou desséché par un jeûne prolongé.

Nous avons tenu compte de ces faits dans les expériences réalisées et dans l'interprétation des résultats; tous les cas douteux ont été écartés systématiquement.

7° Les « palpations » décrites plus haut persistent en général durant un laps de temps considérable, pouvant dépasser une heure, *toujours sans administration de piqure*. 8° L'excitation apparente du *Liris* croît, à mesure que se prolongent les palpations; elle peut atteindre une intensité extraordinaire, se manifestant entre autres par diverses réactions *inhabituelles* : le Grillon est saisi entre les mandibules, par différentes parties de son corps, et tiré en tous sens, ou traîné au sol; l'agressivité du *Liris* est exacerbée : la Guêpe s'en prend à tout corps en mouvement qui passe à proximité du Grillon. Le prédateur « ratisse » aussi fréquemment le sol sous, ou à côté, du Grillon, à l'aide des pattes antérieures (activité de substitution ?); on observe aussi des « toilettes fébriles » qui pourraient avoir la même signification. 9° C'est à ce stade qu'apparaît alors fréquemment un « *dérèglement* » progressif des postures et des palpations de la Guêpe, par perte de leur précision *spatiale* surtout. Les palpations peuvent « déborder », de plus en plus largement, les régions voisines de l'aire de piqures IV (absente); les postures s'écartent aussi de plus en plus de la posture de piqure IV classique. 10° Souvent même, le *Liris* se remet (*délibérément*, semble-t-il, et non par hasard) en posture de piqures III, IIB qui a précédé la posture IV, puis reprend aussitôt la posture IV, *en se « basant »*, selon toutes apparences, sur la posture qu'il vient d'abandonner et qui représenterait alors, en quelque sorte, un « élément de référence » connu, dont disposerait normalement la Guêpe; en tout cas, la posture IV prend alors subitement à nouveau sa précision normale initiale jusqu'au prochain « dérèglement » pro-

gressif. Il peut d'ailleurs se faire aussi que la Guêpe, en posture *III*, *IIb*, redonne l'une ou l'autre de ces deux piqûres au Grillon; ce fait paraît en contradiction avec les résultats 5 et 6; mais on notera qu'une telle piqûre ne semble pas prendre la « valeur » d'une piqûre *IV*, ni la remplacer, la posture et les palpations correspondant à cette dernière étant reprises aussitôt après, alors que, dans les normes, l'exécution de la dernière piqûre de la paralysation (*IV*) a pour résultat immédiat de faire cesser toute velléité de piqûres. Ce cas serait donc à interpréter, semble-t-il, comme une « répétition » de piqûres (cf. variations *fortuites* de la paralysation « normale », déjà étudiées plus haut); à moins que l'impossibilité de donner la piqûre *IV* ait pour le *Liris* la même signification qu'une opposition, provenant ou non du Grillon, auquel cas on sait qu'il inflige préférentiellement les piqûres *III* ou *IIb* (voir paralysations de type c, « atypiques »); enfin, il n'est pas exclu que l'exécution même de cette piqûre, ait servi d'« élément de contrôle » au *Liris* en désarroi, au même titre que la posture correspondante. 11° Par rapport aux conditions « normales », tout le comportement inhabituel décrit jusqu'ici constitue un *arrêt du cycle nidificateur au stade de la piqûre IV*. 12° *Le comportement de Liris, précédemment décrit, cesse aussitôt si on donne alors à la Guêpe la possibilité d'infliger une piqûre IV*, par exemple en substituant au Grillon décapité un Grillon normal, préalablement immobilisé par anesthésie. On notera d'ailleurs que, dans ce cas, seule la piqûre *IV* est habituellement donnée, à l'exclusion des autres, la paralysation n'est donc pas recommencée dès le début, la Guêpe se contente de « compléter » ce qu'elle avait fait déjà auparavant et n'avait pu achever. La piqûre *IV* est exécutée, même si le Grillon fourni a subi, par ailleurs, de profondes modifications chirurgicales, mais ne touchant pas l'aire de piqûres *IV* évidemment (exemple : combinaison n° 4, du tableau VII, p. 91); le comportement inhabituel précédent cesse aussi dès l'exécution de cette piqûre *IV*; ce n'est donc point l'aspect insolite du Grillon qui peut être tenu pour responsable des anomalies signalées, mais bien *l'impossibilité d'administrer la piqûre IV*. 13° Tout le comportement signalé jusqu'ici présente une remarquable *constance* dans son déroulement; ce n'est qu'à un stade ultérieur qu'on observe des variations (voir résultat 17), portant sur les « solutions » possibles à l'impasse dans laquelle est engagé le *Liris*. 14° En se basant sur les résultats (12) et sur la précision spatiale de l'activité, on est fondé à considérer la posture *IV* de *Liris*, ainsi que les palpations observées ensuite, comme représentant un « *intent movement* » de piqûre *IV*, puisque l'exécution normale de cette piqûre est précédée des mêmes gestes. 15° *On observe cet « intent movement » de piqûre IV (en l'absence de l'aire de piqûres IV) même si la Guêpe en est à ses toutes premières paralysations de Grillons*. Nous n'avons pu obtenir cependant la preuve absolue que les *Liris* étudiés sous ce rapport n'avaient jamais eu encore de contacts préalables avec un Grillon; mais la probabilité est très grande pour qu'il en ait été ainsi au moins

dans l'un ou l'autre des cas étudiés, les *Liris* ayant été capturés durant une « période d'indifférence » aux Grillons, et souvent même dans leurs quartiers d'hiver, lorsqu'ils sont encore inactifs.

Quoi qu'il en soit, aucune exception à la règle de l'« intent movement » de piqûre IV (sur Grillons décapités) n'a pu être relevée, lorsqu'une piqûre IV « devait » être administrée.

Il y a donc toutes chances pour que l'acte élémentaire « piqûre IV » — et les effets orienteurs préalables qu'il met en jeu — ne soient pas liés à une expérience sensori-motrice actuelle et directe, acquise empiriquement par l'individu, mais fasse partie d'un thème réactionnel spécifique inscrit dans la Guêpe et qui tend spontanément à se manifester lorsque la Guêpe est mise en présence d'un Grillon au moment et dans les circonstances voulus. 16° Si le *Liris* se trouve dans des circonstances telles qu'une paralysation de type *c*, ne comportant pas de piqûre IV, doive être exécutée, au lieu d'une paralysation normale, complète, le Grillon n'ayant par exemple opposé que de molles réactions à la Guêpe, on n'observe plus le comportement que nous avons qualifié d'« intent movement » de piqûre IV, vis-à-vis d'un Grillon décapité, ni toutes les conséquences secondaires énumérées précédemment. Aucune attention apparente n'est alors portée par *Liris* à l'absence de tête de la proie, ni à celle de l'aire de piqûres IV, si toutefois des épanchements d'humeurs insolites n'attirent pas la Guêpe vers la plaie opératoire qui est alors léchée, sans pour autant qu'on puisse observer la moindre velléité de piqûre IV, ou posture et palpations « orientées » correspondantes.

Le contraste est frappant entre l'acharnement du *Liris* qui s'obstine à vouloir infliger la piqûre IV à un Grillon décapité, si les circonstances correspondent à l'exécution d'une paralysation « complète », et sa totale indifférence vis-à-vis de l'absence de tête, chez le même Grillon, lorsque la Guêpe se trouve dans des conditions telles qu'une paralysation de type *c*, sans piqûre IV, « doive » être exécutée.

Cet exemple illustre toute l'importance de la « situation » dans laquelle se trouve la Guêpe, dans un état réactionnel donné, et montre bien que l'exécution de la piqûre IV ne saurait être réduite à une simple réponse réflexe provoquée automatiquement et seulement par le contact adéquat avec l'aire de piqûres IV.

Dans le cas où la piqûre IV n'a pas lieu d'être donnée (voir certaines modalités de paralysation *c*), la nidification se déroule de façon absolument normale, dans la mesure où l'absence de tête du Grillon n'entrave pas l'exécution, par *Liris*, des activités postérieures à la paralysation. (Ainsi, il est en général nécessaire de « greffer » une paire d'antennes à l'avant, voir figure 1 du tableau VII, pour permettre le « transport », les antennes ayant été supprimées par la décapitation.) 17° Nous avons laissé le *Liris* au moment où il effectuait les « palpations » correspondant à la piqûre IV, qui ne peut être infligée, faute d'aire de piqûres IV; mais il va sans dire que ces palpations ne durent pas indéfiniment, bien que fort longtemps en général. Plusieurs

solutions s'offrent à la Guêpe engagée dans cette impasse : celles-là mêmes qui ont déjà été décrites à propos de l'étude des « facteurs insolites » capables d'influencer le déroulement de la paralysation « normale », en apportant une entrave *permanente* à l'administration d'une piqûre (ce qui est bien le cas ici) : voir chapitre II; paragr. II, 2, B, p. 39, 40.

Nous ne reviendrons pas sur ces « solutions », si ce n'est pour signaler quelques particularités propres au cas étudié : 18° L'abandon final du Grillon décapité est particulièrement fréquent; la paralysation étant alors recommencée, *dès son début*, sur un autre Grillon, normal; on peut d'ailleurs s'étonner que le Grillon décapité ne soit pas aussitôt abandonné, dès le premier échec d'administration de la piqûre IV; nous voulons voir là une nouvelle preuve du déterminisme essentiellement *endogène* de la piqûre paralysatrice en tant que partie constitutive d'un tout : la paralysation; son exécution est « permise » plutôt qu'elle n'est « commandée » par le contact avec le stimulus déclencheur adéquat.

Cependant, si on impose le Grillon décapité, qui avait été abandonné, en éliminant toute possibilité d'acquisition d'un Grillon normal, la Guêpe finit souvent par reprendre ce Grillon et s'engage alors dans une voie autre que l'abandon. Ainsi, la Guêpe peut poursuivre la nidification qui avait été interrompue (d'ailleurs également dans le cas où le Grillon décapité n'avait pas été abandonné), mais il faut d'abord que s'« éteignent » les velléités d'exécution de la piqûre IV, ce qui est fort difficile et très long en général, la Guêpe étant littéralement « obsédée » par l'administration de ladite piqûre, chose qu'on n'observe pratiquement *jamais* dans les conditions normales; même une fois engagée dans d'autres activités, postérieures à la paralysation : le transport, le malaxage et même les préliminaires de ponte, la Guêpe ne cesse de revenir constamment à des tentatives d'exécution de la piqûre IV.

b) EXPÉRIENCES 2 ET 3. — *Suppression de plusieurs aires de piqûres* (voir combinaisons 2 et 3 du tableau VII, p. 91). — L'ablation de portions plus importantes du corps du Grillon, entraînant la suppression de *plusieurs* aires de piqûres (IV et III, pour la combinaison 2; IV, III, et IIb pour la figure 3) n'apporte pas de résultats sensiblement nouveaux, par rapport à l'expérience 1; nous n'insisterons donc pas particulièrement sur ces cas. 1° La paralysation est à nouveau « bloquée » au niveau de la première des aires caractéristiques supprimées qui doit entrer en jeu, dans la paralysation « normale »; on note cependant une certaine facilité d'interversion de l'ordre d'exécution des piqûres III et IIb (correspondant à une posture unique) qui, d'ailleurs, était apparue déjà dans l'étude des variations *fortuites* de la paralysation normale; ce fait peut altérer parfois la netteté des résultats par rapport à l'expérience 1. 2° L'activité à caractère orienté correspondant aux piqûres manquantes est conservée une fois de

plus intégralement, et la précision spatiale des postures prises est sans équivoque. 3° Notons toutefois que, dans les expériences 1 à 3, l'effet orienteur attaché à la perception *visuelle* de la « forme générale » du Grillon tend à perdre d'autant plus de sa précision et de son efficacité que l'amputation a été plus importante; mais *après contact* (tactile ?) avec le Grillon tronqué, toute imprécision d'orientation disparaît.

Signalons aussi que, dans ces combinaisons, l'effet orienteur attaché à la perception des réactions des pattes postérieures du Grillon, semble pouvoir compenser, dans certains cas, la déficience de l'effet orienteur lié à la « forme générale ».

2° Permutations et déplacements d'aires de piqûres, ou de portions du Grillon.

a) EXPÉRIENCE 4. — *Aire de piqûres supprimée et remplacée par une portion corporelle non « caractéristique » ni d'une piqûre, ni d'un autre acte spécifique.*

Prenons par exemple la combinaison 5 du tableau VII (p. 91) : le tronçon de *gauche*, sur la figure, porte une aire de piqûres *Ia*, à la base des pattes postérieures, la paralysation peut donc être « amorcée » à partir de ce tronçon; mais la région *antérieure* de celui-ci est occupée non plus par les aires *III*, *IIb*, *IV'*, comme cela devrait être le cas, mais par un tronçon abdominal, c'est-à-dire une portion « *non caractéristique* », du Grillon, pour aucun des actes spécifiques, y compris les piqûres. 1° la combinaison réalisée étant presque *symétrique* (aux pattes postérieures près), la forme générale de *l'ensemble* n'accuse aucune polarité antéro-postérieure définie; effectivement, *lorsque l'ensemble est immobile*, *Liris* semble l'attaquer indifféremment par n'importe laquelle de ses deux « extrémités » (tronçon droit ou gauche, sur la figure) : l'effet orienteur lié à la perception de la « forme générale » semble bien avoir été annulé. Par contre, si l'ensemble se déplace (de la gauche vers la droite, pour la figure 5), ou si les pattes postérieures s'agitent vigoureusement (sur place), presque dans tous les cas c'est alors le tronçon *gauche* qui est attaqué par la Guêpe initialement; ceci paraît mettre en relief les effets orienteurs attachés au sens de déplacement du Grillon et aux réactions de ses pattes postérieures, que nous avons déjà signalés, les réactions de la Guêpe y étant en tout cas conformes; d'ailleurs ces éléments sont alors les *seuls* qui aient introduit une dissymétrie antéro-postérieure dans la combinaison.

Quelle que soit d'ailleurs la position initiale qu'ait pu prendre la Guêpe, en fonction de ces « effets orienteurs », on constate qu'une fois le contact établi avec l'extrémité abdominale du Liris, l'Hyménoptère finit toujours par s'orienter correctement (vis-à-vis du début de la paralysation) sur le tronçon considéré.

Ainsi, comme cela devrait normalement être le cas, le *Liris* progresse de droite à gauche pour le tronçon droit, et de gauche à droite

pour le tronçon gauche. 3° Si la paralysation commence par le tronçon de gauche (fig. 5), la piqûre *Ia* peut être administrée effectivement et de façon normale, cette aire existant sur ce tronçon; ensuite, l'extrémité abdominale de la Guêpe vient se placer sensiblement à un niveau du tronçon abdominal de droite qui correspondrait à peu près à la position des aires *III* et *I Ib*, par rapport au tronçon de gauche. *Liris* « palpe » alors, de la façon déjà décrite, cette région corporelle du Grillon. 4° *Aucune piqûre n'est administrée à cet endroit*, quoique les téguments du Grillon soient suffisamment tendres pour pouvoir être percés aisément par le dard de *Liris*. *Bien qu'occupant exactement la position de l'aire de piqûres III* (relativement à celle de l'aire de piqûres *Ia*, sur laquelle a été exécutée la piqûre correspondante), le territoire « indifférent » : l'abdomen du Grillon, n'a donc pas acquis, de ce fait, le pouvoir de déclencher l'exécution d'une piqûre en lieu et place de la piqûre *III* qui « devait » être exécutée dans les conditions et au moment considérés. La signification réactogène de l'aire de piqûres n'est donc pas attachée exclusivement, semble-t-il, à sa position relative, par rapport aux autres aires de piqûres; le déterminisme des différentes piqûres ne serait donc pas d'ordre « spatial » : la première hypothèse envisagée dans l'expérience 1 (voir p. 92 : a) semble donc pouvoir être écartée; la nature de l'aire doit donc intervenir, soit seule (deuxième hypothèse), soit en synergie avec la position (troisième hypothèse).

Si on donne au *Liris*, dans les conditions précédentes, la possibilité d'exécuter la piqûre *III*, « normale », puis les suivantes, tout rentre à nouveau dans l'ordre, comme pour l'expérience 1. 5° Reprenons *Liris* au moment des palpations du tronçon de droite, ayant la valeur d'intent movement de piqûres *III*, *I Ib* (fig. 5) : on constate que, peu de temps après être entré en contact avec celui-ci, le *Liris* renverse brusquement le sens de ses déplacements orientés, le long du corps du Grillon : il parcourt ce tronçon de droite à gauche, c'est-à-dire dans le sens correct pour ce tronçon de droite (et en fonction de la paralysation) et non plus pour le tronçon de gauche dont était partie la Guêpe. Ce faisant, il revient sur le tronçon de gauche et s'y met en « posture de piqûre » à un niveau qui correspondrait sensiblement à la position des aires *III*, *I Ib*, qui dépendraient du tronçon de droite, cette fois (à orientation contraire).

Bien que « territoire indifférent », c'est-à-dire sans signification réactogène, pour l'exécution même de la piqûre III (ou I Ib), l'abdomen du Grillon ne l'est plus pour l'activité à caractère orienté, préalable à l'exécution de cette même piqûre, puisque le *Liris* peut prendre, à partir d'un contact (tactile ?) avec lui, la position qui, normalement, serait correcte pour l'exécution de cette piqûre.

D'autres expériences révèlent que ces faits sont généraux, ils sont valables à peu près pour toutes les parties corporelles du Grillon, semble-t-il, lesquelles paraissent susceptibles de fournir au *Liris* des renseignements topographiques significatifs spécifiques (d'ordre vrai-

semblablement tactile) et *hiérarchisés*, car ces renseignements significatifs sont susceptibles de produire des effets orienteurs corrects pour *chacun* des actes spécifiques exécutés sur le Grillon, bien que la position corporelle de l'aire caractéristique soit *différente* pour chacun d'eux.

Finalement, les palpations (tactiles ?) de l'extrémité abdominale du *Liris* semblent avoir un rôle double :

1) Déterminer la *signification réactogène spécifique* des territoires rencontrés, sous l'angle de l'*exécution* même de l'acte spécifique considéré : nous les appellerons « *palpations d'identification* ».

2) Déterminer la *position* du territoire corporel rencontré, relative-



FIG. 12. — Combinaison de mouvements de « va-et-vient » et « en hélice », résultant de l'opposition des polarités antéro-postérieures et dorso-ventrales des deux tronçons constitutifs.

En gros traits : parcours moyen de l'extrémité abdominale du *Liris*; les renflements indiquent les postures (= « arrêts ») que peut prendre la Guêpe et qui sont des postures de *piqûres* réelles (les deux premières à chaque extrémité) ou « virtuelles » (position la plus proximale), les aires correspondantes étant supprimées.

ment à l'aire caractéristique qui doit entrer en jeu au moment et dans les circonstances considérés : le terme « *palpations d'orientation* » pourra traduire ces faits.

6° Lorsque *Liris* a rectifié sa posture, en fonction de la nouvelle polarité du tronçon de droite rencontré, ce qui l'a mis à nouveau en contact avec le tronçon de gauche, à polarité antéro-postérieure opposée, il renverse une nouvelle fois, tout aussi brusquement, le sens de ses déplacements, et recommence ainsi alternativement, sur les tronçons de droite et de gauche, exécutant un véritable « va-et-vient », qui peut durer fort longtemps. On observe ce comportement chaque fois que les tronçons constitutifs s'affrontent par leurs pôles *antérieurs* (combinaisons que nous appellerons « convergentes », voir fig. 5, 8, 17, 18, du tableau VII, p. 91) et non pour la disposition inverse (combinaisons « divergentes », telles 10, 12, 15, 16 du tableau VII), car dans ce dernier cas, l'effet orienteur produit par l'un des tronçons ne « renvoie » plus la Guêpe sur l'autre tronçon accolé.

Le dénouement de cette expérience 4 est sensiblement le même que

dans l'expérience 1 : « dérèglement » progressif des « postures orientées », croissance de l'excitation de la Guêpe, et finalement, intervention de l'une des « solutions » déjà énumérées. Signalons enfin qu'on peut observer une curieuse variante du « va-et-vient » d'un tronçon à l'autre, déjà signalé, si on oppose, en plus des polarités antéro-postérieures des tronçons, leurs polarités *dorso-ventrales* (fig. 17 et 18). A ce moment, le mouvement de va-et-vient le long de l'ensemble peut se combiner avec un mouvement « en hélice », par rapport à l'axe longitudinal de l'ensemble, *Liris* changeant aussi de « face » en passant d'un tronçon à l'autre : voir fig. 12, page 99.

b) EXPÉRIENCE 5. — *Aire de piqûres supprimée, et remplacée par l'aire caractéristique d'une autre piqûre.*

Une telle condition est réalisée dans la combinaison 8 du tableau VII, p. 91; le tronçon de droite porte toutes les aires, *sauf l'aire IV* (Grillon décapité). L'emplacement de cette aire *IV* supprimée est occupé par des aires de piqûres *III* et *Iib* (tronçon de gauche). 1° Si la paralysation débute par le tronçon de droite (fig. 8), les piqûres *Ia*, *III*, *Iib* sont exécutées normalement pour ce tronçon; puis *Liris* se met en posture de piqûres *IV*, toujours pour le tronçon de droite, l'extrémité abdominale de la Guêpe vient alors en contact avec l'aire de piqûres *III* (ou *Iib*), sur le tronçon de gauche. Après palpation, et sauf exception, aucune piqûre n'y est donnée; donc, bien que la partie du Grillon offerte à la Guêpe (= aire de piqûres *III*) ne soit plus « indifférente » pour l'exécution des piqûres (comme c'était le cas dans la combinaison 5, du tableau VII), elle n'a pu prendre pour autant le pouvoir réactogène de l'aire supprimée (aire *IV*) dont elle occupe pourtant exactement la position spatiale (par rapport aux autres aires, qui ont été utilisées dans le début de la paralysation).

C'est donc bien la *nature* de la portion corporelle considérée du Grillon qui est en jeu, et même d'une manière très précise, les différentes aires de piqûres elles-mêmes ne pouvant se substituer l'une à l'autre, même si on a soin d'exploiter les effets orienteurs normaux préalables pour obtenir de manière naturelle le contact voulu de la Guêpe avec l'aire de remplacement dont on se propose d'étudier l'effet.

Ce n'est donc pas non plus l'ordre d'atteinte des aires qui est, par lui-même, déterminant dans l'exécution des piqûres successives. Exemple : si *Liris* vient d'infliger la piqûre *Ia*, et que la suivante « doive » être, dans les conditions où il se trouve, une piqûre *III*, une aire de piqûres *IV* n'est alors pas susceptible de déclencher l'exécution d'une piqûre, même si on s'arrange pour que le *Liris* rencontre cette aire de piqûres *IV* dans l'ordre voulu, pour la seconde piqûre, et de surcroît à l'emplacement même où se trouve normalement l'aire de cette seconde piqûre.

Dans ce problème de l'influence de la *nature* de l'aire de piqûres, il ne faut pas perdre de vue toutefois que l'aire de piqûres reste rattachée à une portion corporelle relativement importante du Grillon, même

lorsque le tronçon qui la porte a été réduit le plus possible. La méthode expérimentale utilisée reste donc malgré tout très grossière; elle ne permet pas d'isoler intégralement une aire de piqûres des parties voisines et, par conséquent, d'éprouver les limites du « pouvoir de résolution » dont dispose la Guêpe pour différencier un point du corps du Grillon des territoires immédiatement voisins, ni dans quelle mesure ces territoires avoisinants participent (ou non) à l'identification de l'aire. Quoi qu'il en soit, l'identification reste possible, même si la Guêpe ne dispose que d'une *portion très limitée* du corps du Grillon. Si par ailleurs l'on en juge par l'insistance, déjà signalée, avec laquelle l'extrémité abdominale du prédateur explore les moindres détails anatomiques du Grillon : plis, sillons, protubérances, sculptures tégumentaires variées, etc., on peut supposer que le « pouvoir de résolution » doit atteindre une valeur élevée. Il nous paraît opportun de rappeler à ce propos que les « points caractéristiques » des aires de piqûres sont en général situés justement sur ou au voisinage de ces « accidents » tégumentaires variés (voir chapitre I) qui pourraient donc et semblent avoir effectivement une valeur significative très précise pour l'identification de l'aire caractéristique elle-même; sans qu'il soit besoin, pour la Guêpe, de faire appel éventuellement aux « territoires avoisinants ».

c) EXPÉRIENCE 6. — *Aires de piqûres au complet; mais l'une d'entre elles est déplacée par rapport aux autres.*

Cette expérience devrait être cruciale entre les hypothèses *b* et *c*, énoncées dans l'expérience 1 (voir p. 92, 93); elle est complémentaire de l'expérience 4.

La combinaison 9 (du tableau VII) satisfait aux exigences d'une telle expérience : en effet, le tronçon central thoracique comporte toutes les aires de piqûres occupant leur position normale, les unes par rapport aux autres, *pour le tronçon central*. Par contre, l'aire IV, au lieu d'être située normalement à l'avant du tronçon central, a été reportée à l'arrière de celui-ci, derrière l'aire Ia; l'emplacement « normal » de l'aire IV est occupé par une portion « indifférente » (abdominale) du Grillon. La forme générale de cette combinaison s'écarte peu de la normale, si ce n'est par une rotation peu apparente de 180°, dans le sens antéro-postérieur, de toute la partie thoracique. 1° Notons d'abord que l'effet orienteur produit sur *Liris* préalablement à la paralysation, diffère en général, suivant que l'ensemble *se déplaçait* ou était *immobile* au moment de l'attaque du prédateur : dans la seconde éventualité, c'est habituellement par la partie *droite* (sur la figure) que le « Grillon » est abordé et qui représenterait donc la « partie postérieure » vers laquelle est généralement dirigée la Guêpe avant la paralysation.

Seule la forme *générale* de l'ensemble, accusant une telle polarité (flèche *a* sur la figure 9), et perçue visuellement par la Guêpe, paraît devoir être tenue pour responsable de cet effet. Ce fait met aussi pleinement en évidence que ce n'est pas l'aire de piqûres impliquée qui

produit elle-même l'effet orienteur préalable, puisque dans le cas considéré elle se trouve juste au pôle *opposé*.

Si, par contre, l'ensemble se déplaçait au moment de l'attaque (de la gauche vers la droite sur la figure, puisque les pattes que porte la partie centrale sont dirigées dans ce sens), c'est le pôle *opposé* à celui du cas précédent et où se trouve effectivement l'aire de piqûres *la* qui est généralement abordé, ce qui est conforme (vis-à-vis de la paralysation et dans l'ordre habituel des choses) à la polarité antéro-postérieure du tronçon *central*, porteur des pattes (flèche *b*, fig. 9). Ce nouvel effet ne semble pouvoir être rattaché qu'au *sens de déplacement du Grillon*, qui exerce, on le sait déjà, un effet orienteur de cet ordre, préalablement à la paralysation. Le résultat peut être le même lorsque l'ensemble reste sur place, mais que *les pattes postérieures s'agitent vivement* (« ruades »), ce qui correspondrait bien aussi à l'effet orienteur que peuvent produire normalement les réactions de ces pattes.

Cette « concurrence » introduite expérimentalement, entre plusieurs sortes d'effets orienteurs issus de perceptions *visuelles*, illustrerait bien leurs modalités d'intervention respectives. Comme à l'habitude, l'orientation « correcte » pour le tronçon considéré est rétablie à partir du moment où la Guêpe est entrée en contact direct avec sa proie (effet orienteur d'origine tactile ?). 2° Considérons maintenant la paralysation du tronçon « central » thoracique : elle progresse de gauche à droite, pour la figure 9, les piqûres *la*, *III*, *IIB* étant administrées normalement; puis *Liris* prend, comme on pouvait le prévoir, la posture *IV*, correctement orientée *pour ce tronçon central*; mais la « région indifférente » rencontrée ne reçoit pas de piqûre. 3° A force de « palper » les diverses régions corporelles du Grillon, il arrive que l'extrémité abdominale de la Guêpe entre fortuitement en contact avec l'aire de piqûres *IV* déplacée : ici à l'arrière du tronçon central; or *la piqûre IV est alors, le plus souvent, déclenchée aussitôt*, et tout rentre dans l'ordre, pour la fin de la paralysation. Nous avons même observé un cas curieux, où *Liris* ne semblait pas avoir atteint fortuitement l'aire *IV* déplacée, mais s'était dirigé (ou avait été dirigé), visuellement ?, vers la tête déplacée du Grillon, *avant de reprendre contact* avec le Grillon, qu'il avait abandonné quelques instants auparavant; en tout cas, la Guêpe se mit aussitôt en posture de piqûre *IV* (sans palpations d'orientation préalables) et exécuta ladite piqûre, tout rentrant alors dans l'ordre.

Ces faits ont pu être confirmés à propos d'autres aires de piqûres également « déplacées » de leur emplacement normal. *La position d'une aire de piqûres (par rapport aux autres aires) ne serait donc pas déterminante vis-à-vis de l'exécution même de la piqûre correspondante, seule la nature (morphologique et anatomique) de l'aire interviendrait.* Par contre, en cas de déplacement d'une aire, l'atteinte de celle-ci est alors livrée presque entièrement au hasard, car n'étant plus assurée par les « dispositifs orienteurs préalables » habituels qui eux, sont réglés en fonction de la position relative des aires, sur le corps du Grillon; ces

dispositifs représentent donc des mécanismes « facilitant » l'atteinte des aires au moment et dans les circonstances voulus, et non des mécanismes qui « obligent » la Guêpe, spécifiquement, à piquer fatalement à l'endroit où ils la mènent. Finalement ce serait l'hypothèse *b* de l'expérience 1 qui devrait être retenue (voir p. 92), en ce qui concerne le déterminisme de l'exécution des piqûres paralysatrices du *Liris*.

3° Retournements

(dans les sens antéro-postérieur et dorso-ventral)
de portions du Grillon, par rapport au reste du corps.

Plusieurs exemples de telles combinaisons nous ont déjà été offerts : voir les figures 5 et 9 et les expériences s'y rapportant. Ainsi, à propos de la combinaison 9, l'effet orienteur attaché à la perception visuelle de la *forme générale* (flèche *a*) s'opposait à celui qui dépend de la perception du *sens de déplacement du Grillon* (flèche *b*) ; chacun des effets correspondait à la polarité antéro-postérieure *réelle* d'une des parties de la combinaison. Par ailleurs, l'effet orienteur *tactile* pouvait à nouveau, après contact, se trouver opposé à celui qui avait été produit initialement par les perceptions visuelles. Nous avons cherché à savoir s'il existait une *hiérarchie* entre ces effets orienteurs d'origine diverse, en les opposant entre eux, deux à deux.

A. — LES MODIFICATIONS APPORTÉES AU GRILLON METTENT EN OPPOSITION

PLUSIEURS EFFETS ORIENTEURS DIFFÉRENTS PRÉALABLES AU CONTACT AVEC LE GRILLON

a) EXPÉRIENCE 7. — *Les effets orienteurs opposés sont reliés, d'une part, au sens dans lequel se déplace la proie, et d'autre part, aux réactions des pattes postérieures de cette dernière.*

Nous avons signalé déjà que le sens de déplacement du Grillon avait normalement un effet orienteur sur *Liris*, ce dernier étant dirigé vers l'arrière du Grillon. Dans le cas où on traîne rapidement celui-ci, à *reculons*, *Liris* aborde alors le pôle *antérieur* de sa proie, anormalement tourné vers l'arrière du sens de déplacement. Toutefois, dans ce dernier cas, la Guêpe sera capable, dans une forte proportion des cas, de se diriger vers l'arrière « vrai » du Grillon (tourné alors vers *l'avant* du sens de déplacement), si celui-ci agite vigoureusement ses pattes postérieures ; *l'effet orienteur lié aux réactions des pattes postérieures a donc supplanté celui qui est attaché normalement au sens de déplacement du Grillon* (voir aussi chapitre IV).

b) EXPÉRIENCE 8. — *Les effets orienteurs mis en concurrence concernent, d'une part, le sens de déplacement du Grillon, et, d'autre part, la perception de la forme générale.*

Reprenons l'expérience précédente (Grillon tiré à reculons), mais pour éliminer l'effet des réactions des pattes postérieures, on pratique l'ablation de celles-ci. Comme à l'accoutumée, l'attaque du *Liris* s'effectue « anormalement » par l'extrémité antérieure vraie du Grillon. Si on interrompt brusquement le déplacement rapide du Grillon, lorsque la Guêpe se dirige vers l'extrémité antérieure de celui-ci, et qu'en même temps une vitre interposée arrête, ne fût-ce qu'un court instant, l'élan, généralement foudroyant, de la Guêpe, on constate, une fois la vitre enlevée : que *Liris* modifie la plupart du temps la direction initiale et se porte alors vers l'extrémité *postérieure* vraie du Grillon : à condition toutefois que la Guêpe ait été maintenue par la vitre à une distance du Grillon telle que l'effet orienteur attaché à la perception de la « forme générale » de la proie ait pu intervenir normalement ; ce dernier effet l'emporterait donc sur celui qui est attaché au sens de déplacement du Grillon, en cas de mise en concurrence.

c) EXPÉRIENCE 9. — *Les effets orienteurs, opposés entre eux, sont liés : à la perception de la « forme générale » du Grillon d'une part, à celle des réactions des pattes postérieures de la proie, d'autre part.*

Cette condition a déjà été réalisée, et son effet étudié, dans l'expérience 6 (combinaison 9) (voir p. 101 : 1).

C'est, nous l'avons vu, l'effet orienteur attaché à la perception des réactions des pattes postérieures (flèche b, fig. 9) qui l'emporte, en général, sur celui lié à la perception de la forme générale du Grillon (flèche a, fig. 9).

La hiérarchie entre les divers effets orienteurs précédents serait la suivante :

Sens de déplacement < forme générale < réactions des pattes postérieures.

B. — MISE EN CONCURRENCE DES EFFETS ORIENTEURS ANTÉRIEURS ET POSTÉRIEURS AU CONTACT DU *LIRIS* AVEC SA PROIE

Nous avons signalé déjà à de nombreuses reprises, qu'après contact direct avec un tronçon d'une combinaison expérimentale quelconque, *Liris* rétablit automatiquement l'orientation correcte pour l'acte qu'il va exécuter, et par rapport au tronçon considéré, quelle que soit par ailleurs l'orientation inadéquate qu'auraient pu produire les divers effets orienteurs préalables au contact avec le Grillon. Nous ne reviendrons pas sur les nombreux exemples déjà exposés, si ce n'est pour conclure donc que l'effet orienteur d'origine tactile se situe au sommet de la hiérarchie des effets orienteurs normalement successifs.

C. — LES EFFETS ORIENTEURS
 ATTACHÉS AUX « MÉCANISMES TOUT MONTÉS »
 DU COMPORTEMENT DE *LIRIS*

Il ne s'agit pas d'un effet spécialement individualisé, il est produit simplement par le déroulement « normal », c'est-à-dire « stéréotypé », des divers actes successifs du *Liris*, enchainés les uns aux autres; illustrons-le par un exemple : lorsque se déroule la paralysation, l'exécution même de chaque piqure produit un effet orienteur pour les piqures suivantes, car la Guêpe part alors d'une posture bien déterminée, dont l'orientation est quasi constante, sur le corps du Grillon; les *postures successives* de la Guêpe sont donc normalement *liées entre elles*, d'une manière constante.

Il en est ainsi chaque fois qu'une série d'actes spécifiques se succèdent dans un ordre moyen déterminé et les uns à partir des autres. L'exécution de chacun des actes de la « chaîne » oriente le *Liris* d'une certaine façon, pour l'acte suivant.

Signalons que les « préliminaires de ponte » sont particulièrement riches en effets orienteurs dus au « mécanisme tout monté » et attachés : à la position du Grillon dans le terrier du *Liris* (elle-même déterminée par le mode d'introduction préalable : la tête étant normalement tournée vers le *fond*); au malaxage qui précède immédiatement l'oviposition; à l'entrée de la Guêpe dans le terrier (c'est-à-dire à sa position par rapport au Grillon).

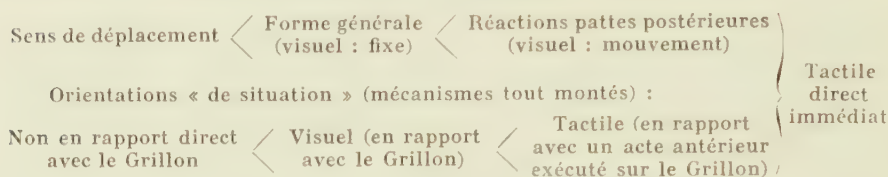
Si ces différents effets sont mis en concurrence, le sommet de la hiérarchie est à nouveau occupé par l'effet ayant pour origine une *perception tactile immédiate*, puis viennent, par ordre de prépondérance : la perception tactile afférente à un acte *antérieur* à celui qui va être exécuté (le malaxage avant la ponte, par exemple), ensuite l'effet attaché à une perception *visuelle* du Grillon, enfin celui qui est lié à un acte non exécuté sur le Grillon (l'entrée de la Guêpe dans le terrier, par exemple).

Pour la paralysation, on a vu que ce genre d'effet orienteur « de situation » (lié à une perception tactile antérieure) est subordonné finalement à celui qui a pour origine une perception tactile *immédiate* : si l'exécution de la piqure *Iib*, par exemple (impliquant une orientation tactile préalable) permet à la Guêpe d'atteindre ensuite, sans ré-orientation, l'emplacement où « devrait » se trouver l'aire *IV* suivante (exemple : expérience 1), cet effet est annulé si l'extrémité abdominale du *Liris* y rencontre une portion corporelle autre que l'aire qui devait s'y trouver; un nouvel effet orienteur — lié à cette perception tactile *immédiate* — est alors produit (par exemple en ce qui concerne la combinaison 5).

En dernier ressort, *c'est donc pratiquement toujours l'effet orienteur attaché à une perception tactile immédiate qui l'emporte sur tous les autres effets orienteurs possibles*; le contact direct avec la portion

corporelle du Grillon *annule* automatiquement tout effet orienteur préalable qui pouvait être différent.

Finalement, la hiérarchie entre les divers effets orienteurs peut être représentée schématiquement de la manière suivante :



Illustrons encore brièvement, par quelques exemples, cette hiérarchie des effets orienteurs. On sait qu'un *Liris* s'apprêtant à transporter sa proie, se dirige, *au préalable*, vers l'extrémité *antérieure* du Grillon où seront alors saisies les antennes; cet effet serait rattaché à nouveau à la perception visuelle de la « forme générale »; en tout cas, si on oblige la Guêpe à saisir précipitamment son Grillon (en cherchant à le lui dérober) et qu'elle n'a pas eu le temps de « s'orienter », elle saisit indifféremment les *cerques* ou les *antennes* situés aux deux extrémités opposées du Grillon; mais si ce sont les premiers, ils sont en général relâchés aussitôt, la Guêpe effectuant alors un brusque *demi-tour complet* vers l'extrémité *opposée* où seront saisis les appendices antérieurs : les antennes normalement, mais aussi à la rigueur de simples fils textiles ou même métalliques qu'on aura « greffés » en place des antennes.

L'effet orienteur attaché à la préhension des *cerques* paraît être d'origine *tactile*, mais en liaison avec une localisation réceptrice *péri-buccale*, chez le *Liris*, et non plus *post-abdominale*, comme dans le cas de la paralysation.

Cet effet (d'origine *tactile* ?), l'emporte en tout cas à nouveau sur l'effet attaché à la perception visuelle de la forme générale, comme on peut s'en assurer en permutant entre eux les *cerques* et les antennes (voir fig. 19, du tableau VII, p. 91), ce qui met les deux effets automatiquement en concurrence : les *antennes* seront finalement saisies (ou même un appendice « artificiel » s'il est au pôle *opposé* aux *cerques*), bien que situées à l'extrémité *postérieure* du Grillon.

Notons que les diverses formes d'effets orienteurs se « confirment », se complètent les unes les autres, et agissent synergiquement « en cascade », dans les circonstances normales : chaque effet précise le précédent et prépare le suivant, en une succession rapide qui échappe le plus souvent à l'observateur; elle n'est pleinement révélée que par les expériences réalisées et la méthode cinématographique qui permettent de « démonter » le mécanisme en séparant nettement ses éléments dans le temps et dans l'espace.

C'est dans ce mécanisme orienteur hiérarchisé (et inné ?) que réside le secret de la « virtuosité » avec laquelle la Guêpe est généralement capable d'atteindre chaque aire caractéristique.

4° Aires caractéristiques excédentaires

Si plusieurs aires caractéristiques d'un même acte spécifique figurent sur une seule combinaison, l'acte correspondant est en général exécuté sur la *première* des aires que rencontrera le *Liris*, soit *au hasard*, soit en vertu de l'un des effets orienteurs déjà signalés, qui peut « *avantager* » l'une des aires sur les autres : celle dont la situation spatiale correspond le mieux à la posture du *Liris* prise en vertu de l'effet orienteur considéré.

Au sujet de la combinaison 18, par exemple (voir tableau VII, p. 91), dans laquelle l'aire de piqures *1a*, notamment, est en double, l'expérience montre que c'est généralement l'aire de piqures *1a* correspondant au tronçon de *gauche* (sur la figure) qui est « *avantagée* » et reçoit le plus fréquemment la piqure. La combinaison étant rigoureusement symétrique, dans le sens antéro-postérieur, c'est la dissymétrie dans le sens dorso-ventral qui doit en être responsable; or, on sait déjà (voir chapitre IV) que les postures du *Liris* sont normalement orientées *d'emblée* vers la *face du Grillon qui est tournée vers le substrat* (« effet de position »), ce qui est bien le cas ici. Il suffit d'ailleurs de retourner l'ensemble de 180° dans le sens dorso-ventral pour inverser du même coup la fréquence relative d'atteinte des deux aires *1a*, au profit de celle qui est située sur le tronçon de *droite*, cette fois.

Si l'on offre à la Guêpe une combinaison rigoureusement symétrique (par exemple la combinaison 10, du tableau VII) dont aucun des tronçons n'est, de plus, *avantagé* par un facteur orienteur « de situation », dépendant par exemple de la position dans le terrier, de l'entrée de la Guêpe, etc., on constate que la fréquence d'atteinte des aires homologues, en double, se partage de façon sensiblement égale entre chacune des deux aires, atteintes alors « *au hasard* ».

Mais vient-on à introduire une dissymétrie « de situation » en disposant par exemple la même combinaison dans un terrier, avant la ponte (rappelons que la position du Grillon dans le terrier produit un « effet orienteur de situation »), aussitôt la fréquence de distribution de la ponte penche en faveur de celui des deux tronçons qui, conformément au cas normal, présente son pôle *antérieur* tourné vers le *fond* du terrier.

Bien que rare, le cas de l'exécution d'un acte spécifique sur *deux* aires homologues n'est pas exclu, surtout si celles-ci occupent une position voisine sur la combinaison expérimentale.

Il est possible, à présent, de tenter une analyse d'ensemble des actes spécifiques du *Liris*, à la lumière des différents résultats obtenus par l'observation directe et par les expériences exposées dans ce chapitre.

VI. — DISCUSSION ET INTERPRÉTATION GLOBALES DES RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX. CONCLUSIONS

Avant d'entamer une discussion générale des résultats obtenus, exposons brièvement les résultats expérimentaux obtenus au sujet des actes spécifiques du *Liris* autres que les piqûres.

1° Limites d'exécution des actes spécifiques autres que les piqûres et en rapport avec le Grillon.

Une piqûre paralysatrice donnée ne peut être exécutée, on le sait, si la Guêpe ne trouve l'aire caractéristique même qui lui correspond « normalement » et spécifiquement; par contre, il suffit que la Guêpe dispose de cette aire pour que l'exécution de la piqûre soit possible même si le Grillon est fort incomplet par ailleurs; en est-il de même pour les autres actes spécifiques exécutés sur le Grillon ?

Les expériences réalisées semblent montrer que non, en ce qui concerne le premier point : ainsi, en l'absence des pattes *antérieures* du Grillon, qui est l'aire caractéristique normale du malaxage, la Guêpe peut fort bien malaxer la base des pattes *moyennes* ou même *postérieures*, en dépit de la « non-conformité » de ces aires. Un Grillon privé d'*antennes*, sera transporté à la rigueur par une patte antérieure, plus difficilement par une patte moyenne ou postérieure; plus rarement encore par les cerques (se souvenir de la « volte-face » que produit normalement la préhension des cerques) ou même par une excroissance n'appartenant pas au corps normal du Grillon (appendices *artificiels*).

Bien plus, *il nous a même été possible d'obtenir, quoique difficilement, la ponte du Liris sur une région corporelle autre que l'aire de ponte caractéristique, en l'absence de celle-ci* (On observe aussi la ponte, régulièrement, sur des Grillons très incomplets, sans tête : fig. 1, du tableau VII, sans abdomen : fig. 4, ou même plus réduits encore, mais pourvus de l'aire de ponte normale).

Nous avons obtenu, par exemple, la ponte sur un tronçon correspondant à la figure 3, du tableau VII; l'œuf fut collé finalement juste à la naissance et derrière l'une des deux pattes postérieures; mais en raison de la difficulté et des aléas attachés à l'expérience, il ne nous a

malheureusement pas été possible de vérifier la constance du choix de cet emplacement, sur un nombre suffisant de cas; signalons toutefois que cet emplacement correspond à celui qu'adoptent normalement certains *Larra* (dont la parenté avec *Liris* ne fait guère de doute) (voir F. X. WILLIAMS, notamment) pour coller leur œuf sur la Courtillière qu'ils paralysent; une étude de ces faits serait nécessaire.

Les actes spécifiques du Liris, autres que les piqûres, ont donc été exécutés finalement sur de véritables « aires de substitution » aux aires caractéristiques normales mais seulement, en général, après de longues et vaines tentatives, pouvant durer une heure et plus, et dirigées vers l'emplacement où devait se situer l'aire caractéristique supprimée; ce dernier comportement rappelle les « essais de piqûre IV » tentés sur un Grillon décapité (voir expérience 1).

Plusieurs hypothèses peuvent être envisagées, pour rendre compte des résultats différents obtenus avec les aires de piqûres d'une part, les autres aires caractéristiques d'autre part, nous proposons celle-ci :

Les caractères des aires de piqûres paraissent bien, *avant tout*, en rapport avec l'organisation nerveuse du Grillon; en particulier, leur *position* semble imposée plus ou moins strictement entre certaines limites, par l'anatomie nerveuse; dans ces conditions, on voit mal une possibilité de substitution, qui ne respecterait pas cette dépendance apparemment fondamentale vis-à-vis de l'organisation nerveuse. Il ne semble pas en être ainsi en ce qui concerne les autres aires caractéristiques, car celles-ci seraient davantage sous la dépendance de la Guêpe elle-même, de ses « affinités spécifiques », par exemple, pour telle ou telle partie du corps de la proie, ce qui ne serait pas sans analogie avec les « préférences » manifestées spécifiquement par les phytophages, pour telle ou telle partie de la plante qu'ils parasitent (voir aussi ROUBAUD, RABAUD). Ces aires caractérisent, en tout cas, souvent un groupe systématique de Guêpes (comme certains détails de parade sexuelle varient spécifiquement d'un groupe d'Oiseaux à l'autre); ainsi, de nombreux représentants du groupe des Larridæ, auquel appartient *Liris*, collent très souvent leur œuf au même emplacement morphologique de leur proie que *Liris* (de nombreux *Larra*, *Tachysphex*, etc.). Inversement, une proie de même type peut être traitée *différemment*, sous ce rapport, par les Guêpes d'espèces ou de groupes différents qui la parasitent. Ainsi, les *Acridiens*, paralysés par certains *Tachysphex*, voisins des *Liris*, portent l'œuf sur la « poitrine », comme les Grillons du *Liris*. Par contre, certains *Sphex* (groupe tout différent) fixent leur œuf, sur la même proie, à la base d'une patte postérieure; il serait intéressant de comparer, dans les deux cas, le mode d'exécution des piqûres paralysatrices qu'on peut s'attendre à trouver beaucoup moins sujet à « fantaisie », si vraiment les piqûres sont avant tout en rapport avec des impératifs anatomiques propres à la proie paralysée.

En l'absence de l'aire caractéristique des actes autres que les piqûres, la Guêpe se contenterait alors d'un « substitut » rappelant, de manière

plus ou moins vague, l'objet disparu; effectivement, les aires de substitution ne sont pas quelconques, il faut qu'elles aient des propriétés suffisamment voisines pour pouvoir agir sur la Guêpe; celle-ci ne malaxera, par exemple, que *d'autres* pattes, ne pondra que sur de larges surfaces de tissu souple du Grillon, etc. L'aire de substitution pourrait en quelque sorte agir à la manière d'un *leurre*.

Il semble d'ailleurs que le « seuil spécifique » de déclenchement requis varie d'un acte à l'autre; les conditions d'exécution de ceux-ci n'étant pas alors délimitées avec la même rigueur; elles le seraient au *maximum* pour les piqûres, où aucune substitution d'aire ne paraît possible (à quelques rares exceptions litigieuses près), au *minimum* pour le transport (la Guêpe pouvant saisir, dans ce dernier cas, des parties corporelles très variées du Grillon ou même qui lui sont étrangères); le malaxage et la ponte occuperaient une situation intermédiaire; il y a possibilité de substitution d'aires, mais elle est limitée aux portions corporelles de propriétés voisines de celles de l'aire disparue.

Le franchissement du seuil de déclenchement relativement élevé pour les aires de substitution, dans les conditions normales (puisque, quand l'aire caractéristique, à seuil minimum, est présente, elle déclenche *électivement* l'exécution de l'acte correspondant) pourrait être rendu possible par la croissance de l'excitation du *Liris* résultant de la résistance rencontrée dans l'exécution de l'acte considéré, ce que semble suggérer le délai considérable généralement nécessaire avant l'exécution sur une aire de substitution.

Même les actes spécifiques, les éléments du comportement qui paraissent au premier abord les plus étroitement fixés dans les conditions normales, sont donc susceptibles de subir des modifications, dans certaines conditions. Nous n'oublierons pas ces faits en discutant, à présent, l'ensemble des résultats obtenus.

2° Conditions et modalités d'exécution des actes du *Liris*.

A. — LES ÉLÉMENTS CONSTITUTIFS DU CYCLE NIDIFICATEUR

Tel qu'il nous apparaît à la suite des observations et expériences effectuées, le cycle nidificateur nous semble irréductible à un ensemble ou à une « chaîne » de réflexes élémentaires déclenchés plus ou moins automatiquement, ou même « en cascade », les uns à la suite des autres, car l'aire caractéristique, qui peut être considérée comme le stimulus *déclencheur* de l'acte spécifique, est bien une *condition nécessaire*, mais *non suffisante* à l'exécution de l'acte considéré; cette dernière n'a donc pas le caractère « fatal » propre aux réflexes automa-

tiques : ces actes font partie d'un *comportement motivé*, car il faut en effet que le « moment » soit encore venu d'exécuter cet acte, c'est-à-dire que certaines conditions corrélatives entre l'état interne et le répondant externe soient momentanément réalisées, suivant des normes essentiellement spécifiques (voir plus haut la notion de « réglage spécifique » entre états réactionnels et « situations externes significatives »); en d'autres termes, il faut que le *Liris* soit sensibilisé électivement aussi bien à l'aire caractéristique qu'à l'acte spécifique qui y correspond normalement.

Inversement, si les conditions correspondant à l'exécution d'un acte spécifique sont réunies au moment et dans les circonstances voulus, le *Liris* cherchera *activement* à exécuter cet acte spécifique, *alors même que l'aire caractéristique (stimulus déclencheur) de cet acte fait défaut*; c'est ce qui apparaît par exemple dans l'acharnement du *Liris* à tenter d'infliger une piqûre IV à un Grillon décapité, donc privé d'aire de piqûre IV (voir expérience 1), le moment étant venu de le faire et les circonstances externes voulues étant remplies (réactions apparemment « normales », du Grillon attaqué).

Le stimulus externe déclencheur de l'acte spécifique (aire caractéristique) « permet » donc, plus qu'il ne « commande » l'exécution de l'acte.

De surcroît, ce stimulus externe n'agit le plus souvent pas *isolément*, comme dans le cas des réflexes simples; ainsi, les expériences réalisées semblent bien montrer que le Grillon représente pour la Guêpe un véritable « champ de stimulation » structuré, bien plus qu'une somme de stimuli élémentaires, sans rapport entre eux et s'exerçant indépendamment les uns des autres sur le *Liris*; chaque élément du champ stimulant possède, à côté de son pouvoir réactogène propre, immédiat, une valeur significative rattachée à l'ensemble structuré dont il provient, comme en témoignent les remarquables facultés d'orientation et d'« extrapolation » manifestées par la Guêpe, avant l'exécution de ses divers actes spécifiques.

Le cycle nidificateur n'est pas davantage une partition réglée entièrement et immuablement d'avance, une fois pour toutes, et apparaissant d'une seule pièce dès les premières nidifications; le cycle ne prend un aspect « fixé » et stéréotypé que dans la mesure où les changements externes à signification réactogène spécifique s'opèrent également dans un ordre et sous une forme déterminés, caractéristiques des conditions « moyennes » de nidification; en cas contraire, des remaniements, parfois très profonds, peuvent intervenir en cours d'exécution du cycle; le déroulement de ce dernier n'est donc ni inexorablement, ni aveuglément fixé, comme un morceau de piano mécanique. Il existe également, de manière incontestable, des capacités (plus ou moins grossières et « adéquates ») d'ajustement des schèmes moteurs spécifiques aux répondants externes auxquels ils sont normalement et spécifiquement associés, ce qui équivaut à une certaine latitude d'exécution ou d'inté-

gration des actes élémentaires, en ensembles plus ou moins cohérents et interdépendants qui sont fonction de la motivation momentanée de la Guêpe. L'effet de « feed back » permet d'autre part, souvent, d'effacer ou d'atténuer les écarts qui peuvent s'introduire entre les cycles parallèles de transformation de l'état interne d'une part, des éléments significatifs du milieu externe, d'autre part.

On sait aussi que le *Liris* est parfaitement capable d'aller au-devant d'une « situation externe » déterminée (terrain de chasse, etc.), grâce notamment au « souvenir » qu'il peut avoir conservé de la *localisation* de celle-ci, ce qui montre, s'il en était besoin, que la nidification met également en œuvre des éléments acquis individuellement, qui interviennent surtout dans les comportements d'« appétence », et relie ainsi entre eux les divers éléments les plus « stéréotypés » du comportement.

Il ne faut toutefois pas surestimer la perfection et l'efficacité des facultés d'adaptation de la Guêpe, elles sont satisfaisantes dans la moyenne des cas, et en tant que phénomène de fréquence (E. P. DELEURANCE), c'est-à-dire statistiquement parlant, non dans les détails d'exécution et enfin, surtout, à l'échelon *spécifique, non individuel*; elles n'interviennent qu'entre des limites très étroites, en raison de leur extrême *spécialisation*, et laissent, en général, la Guêpe totalement désarmée en face des situations qui s'écartent tant soit peu des normes moyennes de son univers déjà bien restreint; ou alors le *Liris* en est réduit à exécuter un acte spécifique sous une forme caricaturale, tout à fait inadéquate et inefficace.

Nous ne donnerons que quelques exemples d'inadaptations flagrantes du comportement de la Guêpe, même en ce qui concerne les piqûres paralysatrices, qui apparaissent pourtant comme une remarquable adaptation (ou préadaptation), de fait, à la mise hors de combat de la proie; en réalité, si cela peut être vrai sur le plan spécifique, l'application pratique *individuelle*, aux circonstances actuelles mouvantes, laisse bien souvent à désirer :

a) Deux piqûres peuvent, par exemple, être données régulièrement à un même ganglion, dans certaines formes de paralysation (voir au début : variantes à la paralysation typique).

b) La valeur adaptative de l'exécution « préférentielle » d'une piqûre *III* ou *IIf*, dans la paralysation *c* n'apparaît pas.

c) L'« obstination » que montre un *Liris*, à tenter l'exécution d'une piqûre *IV*, sur un Grillon décapité, atteint vraiment une proportion caricaturale typique, d'autant plus que la décapitation produit sur le Grillon sensiblement le même effet que ladite piqûre : une dépression des réactions motrices spontanées du Grillon, etc.; le caractère « machinal » de la réaction apparaît nettement.

d) Des piqûres sont infligées, même si l'opposition rencontrée par le prédateur ne provient pas du Grillon; et les exemples de ce genre abondent dans le comportement du *Liris*.

B. — LE CYCLE NIDIFICATEUR

Après ce bref tour d'horizon des activités constitutives du cycle nidificateur, ce dernier nous apparaît comme un ensemble hétérogène, d'éléments d'ordre et d'origine fort différents, mettant en œuvre, normalement ou accidentellement, des réflexes, des tropismes, des affinités spécifiques, des réactions acquises par conditionnement et apprentissage, des phénomènes innés ou complexes instinctifs, etc.

Durant la période reproductrice, ces éléments hétérogènes sont organisés en un tout cohérent : le « cycle nidificateur ».

La distinction nette et tranchée entre l'inné (rigide, fixé) et l'acquis (plastique, variable) ne nous paraît pas possible, dans le comportement du *Liris*, la réalité semblerait beaucoup plus complexe.

*3° Le problème de l'inné et de l'acquis
dans le comportement du Liris.*

Il n'est, en effet, pas d'acte chez *Liris*, aussi « fixé » et stéréotypé soit-il, qui ne nécessite une certaine part d'ajustement, d'adaptation, au répondant externe normal (ne serait-ce qu'en fonction de la taille très variable du Grillon, en ce qui concerne la piqure paralysatrice, par exemple). Il n'est pas non plus de comportement acquis ou « individuel », aussi plastique soit-il, qui ne mette en œuvre quelque schème moteur ou perceptif inné, ne serait-ce que les mouvements élémentaires de locomotion, par exemple. L'inné et l'acquis nous paraissent intimement et dynamiquement liés, intégrés l'un à l'autre et interdépendants.

Ce qui varie surtout, en apparence, de manière plus ou moins continue, c'est le « degré de liberté », la « latitude d'exécution », de l'acte, autrement dit sa dépendance plus ou moins grande vis-à-vis de critères spécifiques d'une part, individuels d'autre part (ces derniers essentiellement en rapport avec l'influence du milieu).

Parmi les éléments de comportement qui semblent dépendre le plus de l'individu et des conditions de milieu, citons le repérage des lieux fixes : le « terrain de chasse », le terrier (permettant le retour au terrier), etc.; ils mettent en œuvre des processus d'apprentissage et de traces, à la base de formations d'habitudes qui diminuent progressivement la part du hasard, dans la rencontre des situations externes, à mesure que la Guêpe se familiarise avec son environnement; celle-ci peut alors atteindre *activement* les éléments du milieu externe qui correspondent à son état réactionnel du moment (le déroulement des premiers cycles nidificateurs d'une Guêpe est livré en grande partie au hasard des contacts fortuits; le cycle a alors un aspect décousu carac-

téristique qu'on peut faire réapparaître à volonté, plus tard, en « dépay-sant » une Guêpe qui s'était familiarisée avec son environnement).

Le déroulement du cycle nidificateur se perfectionne donc dans la vie du *Liris*, grâce à la formation d'habitudes, bref de liaisons temporaires, mais aussi momentanément en fonction de la motivation de la Guêpe, qui est indispensable : une Guêpe pourtant parfaitement familiarisée avec l'environnement, mais faiblement motivée, retrouvera difficilement son terrier, ou le terrain de chasse.

Ces progrès ne touchent cependant pas, en général, ou très peu, les actes les plus stéréotypés de la Guêpe; ceux-ci sont exécutés correctement d'emblée (avec peut-être cependant une courte phase de maturation initiale ou d'« exercice »).

Les réactions essentiellement « acquises », signalées plus haut, font en quelque sorte partie des normes moyennes du cycle nidificateur, mais des réactions du même ordre peuvent éloigner aussi la Guêpe de ces normes, c'est le cas en ce qui concerne le « parasitisme facultatif » des *Liris* entre eux, que nous avons déjà signalé : celui-ci est favorisé par un « conditionnement » de la Guêpe « parasite » aux autres *Liris* nidifiants en présence desquels elle prend l'habitude de trouver des « situations externes de ponte » déjà réalisées; il se peut fort bien d'ailleurs que ce « conditionnement » mette en œuvre des potentialités latentes de la Guêpe. Réciproquement, d'ailleurs, des réactions inhabituelles peuvent apparaître aussi chez les *Liris* assidûment parasités : au lieu d'abandonner un certain temps leur terrier approvisionné, avant de pondre, comme ils le font normalement, ils restent tapis « en sentinelle » à l'entrée du nid et se précipitent sur tout objet mobile passant à proximité.

Ces faits montrent une fois de plus l'étroite intrication de l'inné et de l'acquis.

Mais le *Liris* est même capable d'acquérir momentanément des réactions particulières absolument hors des normes moyennes de l'espèce, dans des circonstances accidentelles et qui vont même parfois à l'encontre des réactions stéréotypées. Ainsi, au cours d'expériences réalisées à l'aide de la combinaison 21, du tableau VII, p. 91, nous avons remarqué qu'au moment de transporter le « Grillon », dont le tronçon central venait de recevoir des piqûres, un *Liris* effectuait les « mouvements caractéristiques de préhension des antennes », préalables au transport de la proie, à un niveau du tronçon de droite (en a sur la figure) qui correspondrait sensiblement à la position que « devrait » occuper normalement la racine des antennes, par rapport au tronçon central qui avait reçu les piqûres paralysatrices (ce qui correspond à peu près à une distance x , sur la figure, de ce tronçon central); or, dans la combinaison considérée, les antennes ont effectivement été « greffées » beaucoup trop en avant du tronçon central, en comparaison de la distance x normale. Les palpations du *Liris*, bien localisées en a au départ, et conformes par conséquent au « schème

stéréotypé normal » (inné ?), finissent pourtant rapidement par « déborder » de cet emplacement et atteindre le niveau d'implantation *effectif* des antennes, qui sont alors saisies : le transport a lieu normalement. En obligeant la Guêpe à interrompre plusieurs fois ce transport, on constate qu'à chaque fois le même manège tend à se reproduire : recherche initiale à l'emplacement « virtuel » α , puis découverte des antennes situées trop en avant. Pourtant, à plusieurs reprises, le *Liris* se rendit *directement*, et apparemment non par hasard, à l'emplacement *réel* des antennes.

Il semblerait bien s'agir d'une réaction acquise, par formation d'une habitude, sa fréquence d'apparition augmentant avec le nombre des répétitions conditionnantes. Cette habitude peut d'ailleurs survivre quelque temps après suppression de l'expérience conditionnante : le *Liris* cherche alors les antennes « trop en avant », sur un Grillon normal.

Le prédateur peut pareillement conserver quelque temps le souvenir de détails insolites du Grillon modifié expérimentalement, notamment de la position des plaies opératoires (léchées avidement) qu'il cherche ensuite visiblement sur des Grillons normaux !

Mais la survie de telles réactions, aussi brève soit-elle, exige des *renforcements* fréquents et prolongés de l'expérience conditionnante, et malgré cela, les réactions « stéréotypées » reprennent bien vite le dessus.

En ce qui concerne les actes élémentaires les plus stéréotypés, on constate que leur « degré de fixité » varie également : celui de la piqure paralysatrice est maximum, il n'y a pas de possibilité de « substitution d'aires », même pas des aires de piqures entre elles ; celui du transport de la proie est minimum : non seulement la substitution est possible avec des portions corporelles du Grillon fort variées (antennes, pattes, cerques), mais même avec des corps étrangers au Grillon (« appendices artificiels ») ; la ponte et le malaxage occupent, on le sait, une position encore intermédiaire, entre ces deux extrêmes.

Le fait qu'un acte soit fixe et stéréotypé, *dans les conditions normales* (transport du Grillon par les antennes, par exemple), ne signifie pas qu'il en soit *obligatoirement* ainsi, si les conditions changent, comme en témoignent les multiples formes que peut prendre le transport, si le Grillon offert a été modifié. Dès lors, qu'y a-t-il d'inné et d'acquis dans cette activité ? Il nous paraît bien difficile de le dire ; les variations observées mettent-elles en jeu des potentialités latentes innées, non exprimées normalement, ou s'agit-il de véritables comportements nouveaux « inventés » isolément, par chaque individu, et qu'il faut relier exclusivement à l'influence modificatrice du répandant externe modifié ?

Tout ce qu'il est possible d'affirmer avec certitude, c'est que, dans le comportement du *Liris*, certains des éléments les plus stéréotypés sont particulièrement difficiles à modifier tant soit peu et qu'ils

forment des « structures » apparemment très homogènes, peu influencées par les conditions externes ou individuelles fluctuantes.

On peut supposer alors que la part de l'inné, du spécifique y est largement prédominante; ces structures dépassent visiblement l'individu et ses possibilités d'expérience *directe*.

Ainsi en est-il des possibilités d' « extrapolation », d'orientation visuelle, tactile, correctes, dont dispose une Guêpe, pourtant apparemment vierge de tout contact préalable avec sa proie, et à laquelle on offre un Grillon privé de certaines parties corporelles impliquées dans des actes spécifiques (voir tentatives de piqure IV, aux Grillons décapités; effets orienteurs attachés à des tronçons de Grillons isolés, etc.); mais encore faudra-t-il s'assurer que la vie larvaire du *Liris* n'a joué aucun rôle dans la formation de ces structures de comportement, grâce, par exemple, au contact de la larve avec le Grillon qu'elle dévore progressivement (voir à ce sujet les expériences de THORPE et JONES, 1937, sur l'influence du régime de la larve sur celui de l'adulte, chez l'Ichneumonide *Nemeritis canescens*). Dans le cas des piqures paralysatrices, il ne faut pas, cependant, rejeter l'hypothèse possible d'une détection *directe* des ganglions nerveux, ce qui enlèverait évidemment tout caractère inné et préformé à la réaction; mais cela nous paraît difficilement compatible avec certains faits, tels que les tentatives de piqure IV à des Grillons décapités! ou la précision des effets orienteurs préalables à la piqure, *dès les premières paralysations* (donc sans apprentissage).

Si ces diverses influences sont bien hors de cause, tout se passerait en apparence, comme si le comportement « spécifique » de la Guêpe adulte, relatif au Grillon, était réglé en fonction d'une *véritable « connaissance anatomique instinctive innée »* (visuelle, tactile, etc.) *du Grillon*; cette connaissance anatomique sous-tendrait les différents actes qu'est amenée à exécuter la Guêpe sur sa proie, puisque les diverses perceptions significatives recueillies sur le corps du Grillon produisent toujours un effet orienteur conforme à l'acte qui doit être exécuté au moment et dans les circonstances considérés, et qui *diffère* pour chacun d'eux.

Tous les renseignements sensoriels captés sur le Grillon par la Guêpe, et enregistrés par elle, sont donc organisés en une structure hiérarchique complexe, sans doute du type Gestalt, à laquelle correspond, dans la Guêpe, un ensemble également structuré de schèmes moteurs hiérarchisés et dont chacun possède un certain « degré de liberté » qui lui est propre, vis-à-vis de l'individu d'une part, de l'espèce d'autre part. La part spécifique, innée, semble toutefois l'emporter en général sur la part de l'acquis, de l'individuel, si l'on en juge par l'indépendance très grande de la plupart de ces réactions élémentaires vis-à-vis des variations insolites des éléments réactogènes du milieu (de Grillon par exemple). On peut d'ailleurs soustraire facilement la Guêpe adulte, en laboratoire, à ces influences : l'exécution ultérieure des actes considérés (les plus « stéréotypés ») n'en est pas le

moins du monde perturbée; il ne s'agirait donc point, en général, de la mise en jeu d'un souvenir d'activités passées, basé par exemple sur un conditionnement ou des expériences kinesthésiques et sensorielles acquis individuellement par l'adulte.

Mais il est difficile de croire que l'espèce ait pu être dotée, dès l'origine et d' « un seul bloc », de tout ce patrimoine complexe de réactions souvent hautement adaptées à leur objet, et indépendamment de l'influence de ce dernier. La tentation est forte de voir dans les grandes lignes du comportement observé, en quelque sorte l' « expérience accumulée par l'espèce », dans le passé, que les individus mettent en œuvre de manière opportune grâce à leurs propres capacités individuelles et actuelles d'adaptation plus ou moins grossières aux éléments déterminés et peu nombreux de leur milieu externe significatif, de leur « univers » particulier.

Mais l'inscription de telles acquisitions, dans le patrimoine héréditaire de l'Hyménoptère, pose des problèmes fort complexes, qui sont peut-être du ressort de l'Evolution, mais dont la solution ne paraît pouvoir être cherchée que dans l'histoire de l'espèce.

Il ne semble pas exclu que certains éléments du comportement du *Liris* aient pu être acquis plus récemment que d'autres : l'étude comparative, phylogénique et ontogénique du comportement des Guêpes prédatrices le suggérerait. Beaucoup d'entre elles, qui seraient primitives par la morphologie et l'éthologie, se contentent, par exemple, de pondre *directement* sur leur proie paralysée ou immobilisée temporairement, *sans la transporter, ni l'enfouir dans un terrier préparé par la Guêpe*; c'est, le cas de nombreux *Larra*, *Scolies*, *Tiphia*, etc. La « nidification » est alors réduite à sa plus simple expression : l'instinct reproducteur est greffé directement et uniquement sur l'instinct prédateur; à vrai dire, on ne peut même pas parler de « cycle nidificateur » vraiment différencié.

Il peut donc fort bien se faire que des activités telles que le transport de la proie du lieu de chasse au terrier, par exemple, aient été acquises tardivement, dans l'espèce, ou la phylogenèse; ces activités servant de trait d'union entre des instincts élémentaires, apparemment beaucoup plus primitifs et fondamentaux, et peut-être indépendants les uns des autres au départ : l'instinct prédateur, d'une part, par exemple (éventuellement en liaison soit avec la nutrition, soit avec la reproduction; l'une des formes pouvant être dérivée de l'autre), l'instinct fouisseur, d'autre part, non forcément en relation avec la reproduction, elle non plus, au départ : le terrier représentant par exemple un abri, un refuge, nocturne ou saisonnier (durant la mauvaise saison, ce qui est bien le cas du *Liris*).

Fait digne d'être noté : on observe effectivement cette séparation des tranches de comportement prédateur et fouisseur dans la vie adulte du *Liris*; au début, la Guêpe peut creuser un terrier où elle s'abrite pour l'hiver (par exemple si on supprime toute cavité ou trou préexistants, qu'elle utilise généralement, sans creuser elle-même); ce terrier

n'aurait donc, semble-t-il, aucune signification reproductrice à ce moment; la paralysation et le malaxage (durant lequel la Guêpe prélève des humeurs à la proie) peuvent être exécutés aussi avant le repos hivernal; s'agit-il alors de la manifestation d'un « instinct prédateur » fondamental, dérivé vers une fonction de nutrition, ou associé dès l'origine à elle, et qui sera « canalisée » plus tard par l'instinct reproducteur ? ou s'agit-il déjà des premiers signes épars annonciateurs du cycle nidificateur futur (donc déjà en liaison avec une influence reproductrice) ? Nous n'avons pu trancher cette question.

En tout cas, le transport du Grillon et son introduction dans le terrier n'apparaissent que très peu de temps (quelques jours en général) avant la première ponte et, par conséquent, avant le premier cycle nidificateur, en tant que tel, qui a réuni pour la première fois les éléments préalablement dispersés dans le comportement non reproducteur de la Guêpe (paralysation, malaxage d'une part, terrier d'autre part).

On peut penser aussi, dans le même ordre d'idées, que la vie « parasitaire » qu'adoptent si facilement les *Liris* pourrait représenter la trace, encore vivace, du comportement de type ancestral et beaucoup plus primitif, visible encore chez les *Larra* et autres formes apparentées aux *Liris*, et qui consiste à pondre *directement*, sans véritable nidification préalable.

Mais il ne s'agit là que d'hypothèses, basées sur des présomptions, sans qu'aucune preuve formelle (d'ailleurs difficile à concevoir !) n'ait pu être apportée à leur appui.

Trop de maillons de la chaîne complexe des faits nous manquent d'ailleurs encore, notamment dans les domaines de la génétique et de la physiologie des comportements, ainsi que dans celui de leur phylogénie, pour que nous puissions nous sentir en mesure de proposer une théorie explicative simple du comportement de *Liris*. Ce que nous avons sous les yeux est une histoire écrite déjà de longue date, et dont l'origine, la genèse, se perdent dans la nuit des temps, peut-être irrévocablement.

*(Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés,
Paris et Station Biologique, Les Eyzies [Dordogne],
Laboratoire de Zoologie et Biologie Animale,
Faculté des Sciences, Montpellier.)*

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

1941. ANDERSON (E. C.). — The externalization of drive. I. Theoretical considerations (*Psychol. Rev.*, **48**, 204-224).
1957. ANOKHINE (P. K.). — (*Rev. Act. Nerv. Sup.*, **7**, p. 1).
1950. ARMSTRONG (E. A.). — The nature and function of displacement activities (*Sympos. Soc. Exp. Biol.*, **4**, p. 361-387).
1952. AUTRUM (H.). — Neue Untersuchungen über das Sehen der Insekten, insbesondere der Bienen (*Ann. Sci. Nat. Zool., Fr.*, **14**, p. 439-447). — 1952. Ueber zeitliches Auflösungsvermögen und Primärvorgänge im Insektenauge (*Naturwissenschaft., Dtsch., Berlin*, **39**, n° 13, p. 290-297).
1952. AUTRUM (H.) et STOCKER (M.). — Ueber optische Verschmelzungsfrequenzen und stroboskopische Sehen bei Insekten (*Biol. Zbl., Dtsch., Leipzig*, **71**, n° 3-4, p. 129-152).
1941. BAERENDS (G. P.). — Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe *Ammophila campestris* (*Jur. Tijdschr. Ent.*, Amsterdam, **84**, p. 68-275).
1941. BEACH (F. A.). — Instinct and intelligence (*Trans. New-York Acad. Sci.* (2), **4**, p. 32-36).
- 1925 a. BERLAND (L.). — Notes sur les Hyménoptères fouisseurs de France. VI. Observations biologiques. — 1925. Hyménoptères Vespiformes. I. (*Sphegidae, Pompilidae, Scolidae, Sapygidae, Mutillidae*) (« *Faune de France* », Lechevalier, édit., Paris, 364 p.). — 1929. Notes sur les Hyménoptères de France. XIV. Le terrier de *Notogonia pompiliformis* Panz. (*Bull. Soc. Ent., Fr.*, **4**, p. 66-67).
1937. BIERENS DE HAAN (J. A.). — Ueber den Begriff des Instinktes in der Tierpsychologie (*Folia Biotheoretica*, **2**, p. 1-16). — 1940. Die Tierischen Instinkte und ihr Umbau durch Erfahrung (Leiden). — 1947. Animal psychology and the science of animal behaviour (*Behav.*, Leiden, **1**, p. 71-80).
1953. BOISTEL (J.). — Etude fonctionnelle des terminaisons sensorielles des antennes d'Hyménoptères (*C. R. Soc. Biol. fr.*, **147**, p. 21-22).
1956. BOISTEL (J.), LECOMTE (J.) et CORABŒUF (E.). — Quelques aspects de l'étude électrophysiologique des récepteurs sensoriels des antennes d'Hyménoptères (*Insectes soc.*, Fr., **3**, n° 1, p. 25-31).
1951. CALDWELL (W. E.). — Adaptative conditioning : a unified theory proposed for conditioning (*J. genet. Psychol.*, U. S. A., **78**, n° 1, p. 3-37).
1918. CRAIG (W.). — Appetites and aversions as constituents of instincts (*Biol. Bull.*, **34**, p. 91-107).
1957. DELEURANCE (E. P.). — Contribution à l'étude biologique des *Polistes* (Hym. Vespidae). I. L'activité de construction (*Ann. Sci. Nat. Zool.*, **19**, 11° sér., p. 99-222).
1953. DEUTSCH (J. A.). — A new type of behaviour theory (*Brit. J. Psychol.*, **44**, n° 4, p. 304-317). — 1955. A theory of shape recognition (*Ibid.*, **46**, p. 30-37).
1947. DETHIER (V. G.). — The response of Hymenopterous parasites to chemical stimulation of the ovipositor (*J. Exp. Zool., Philadelphia*, **105**, p. 199-207). — 1954. The physiology of olfaction in Insects (*Ann. New-York Acad. Sci.*, **58**, n° 2, p. 139-157).
1948. DETHIER (V. G.) et CHADWICK (L. E.). — Chemoreception in Insects (*Physiol. Rev.*, Baltimore, **20**, p. 220-254).
1951. ESTARÚS (M.) et PONZ (F.). — Sobre la fisiología de la locomotion de *Blatta orientalis* (L.). I. Función de los ganglios extratorácicos (*R. esp. Fisiol.*, **7**, n° 1, p. 33-47). — 1951. *Ibid.* II. Importancia de las patas en la coordinación nerviosa de la marcha (*Ibid.*, **7**, n° 1, p. 49-61). — 1951. *Ibid.* III. Importanciá del sistema ganglionar torácico (*Ibid.*, **7**, n° 2, p. 99-142).

1953. ESTES (W. K.) et BURKE (C. J.). — A theory of stimulus variability in learning (*Physiol. Rev.*, U. S. A., **60**, n° 4, p. 276-286).
1955. EVANS (H. E.). — An ethological study of the digger wasp *Bembecinus neglectus*, with a review of the ethology of the genus (*Behav., Nederl.*, **7**, n° 4, p. 287-303).
- 1856 a. FABRE (J. H.). — Etude sur l'instinct et les métamorphoses des Sphégiens (*Ann. Sci. Nat., Zool.*, 4^e sér., **6**, p. 137-183). — 1879 à 1903. Souvenirs Entomologiques (8 séries) (Paris).
- 1901 à 1921. FERTON (CH.). — Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs (9 séries) (*Ann. Soc. Ent.*, Fr., **70**, p. 83-148; **71**, p. 499-531; **74**, p. 56-103; **77**, p. 535-586; **78**, p. 401-402; **79**, p. 145-178; **80**, p. 351-412; **83**, p. 81-118; **89**, p. 329-375). — 1923. La vie des Abeilles et des Guêpes (Paris, 373 p.).
1956. FESSARD (M.-A.), GASTAUT (H.), LEONTIEV (A. N.), MONTPELLIER (G. DE) et PRÉRON (H.). — Le conditionnement et l'apprentissage (*Sympos. Assoc. Psychol. scient. langue franç.*) (P. U. F., Paris).
1940. FINAN (J. L.). — Quantitative studies in motivation. I. Strength of conditioning in rats under varying degrees of hunger (*J. Comp. Psychol.*, **29**, p. 119-134).
1954. FRANKENBERG (G. VON). — Der Instinkt als « Gedanke der Art » (*Natur u. Volk*, Frankfurt a. M., **85**, p. 101-109).
1934. FRISCH (K. VON). — Ueber den Geschmacksinn der Biene (*Zs. vergl. Physiol.*, Dtsch., **21**, p. 1-156). — 1950. Bees. Their vision, chemical senses and language (New-York, Cornell Univ. Pr., 119 pp.). — 1951 b. Spitzenleistungen tierischer Sinnesorgane und ihre biologische Bedeutung (*Vierteljahresschr. d. Naturforsch. Gesellsch. in Zürich*, **96**, p. 176-178).
1957. GERVET (J.). — Sur le cycle journalier de ponte de *Polistes gallicus* L. (Hym. Vespidae) (*C. R. Acad. Sci.*, **244**, p. 246-249).
1952. GINSBERG (A.). — A reconstructive analysis of the concept « Instinct » (*J. Psychol.*, **33**, p. 235-277).
1950. GOETSCH (W.). — Probleme der Formbildung (*Zool. Anz.*, Leipzig, **145**, Ergänzungsband, Klatt Festschr., p. 199-217).
1955. GOULLIART (M.). — Contribution à l'étude de la vision par apposition chez l'Insecte (*C. R. Congr. Soc. sav., Lill, sect. Sci.* : Paris, Gauthier-Villars).
1952. GOUSTARD (M.) et LE BIGOT (L. P.). — Sur certains caractères d'une rétention d'habitudes par *Blatella germanica* (*C. R. Acad. Sci.*, Paris, **235**, n° 1 p. 93-94).
1954. GOUSTARD (M.). — Sur l'existence de deux niveaux dans l'apprentissage de *Blatella germanica* (*C. R. Acad. Sci.*, Paris, **239**, n° 17, p. 1075-1076).
- 1926 à 1954. GRANDI (G.). — Contributo alla conoscenza della biologia e della morfologia degli Imenotteri melliferi e predatori (*Boll. Lab. Ent.*, Bologna, **1**, p. 1-30. 259-326; **2**, p. 255-292; **3**, p. 302-342; **4**, p. 19-72; **7**, p. 1-144; **8**, p. 27-121; **9**, p. 253-348; **20**, p. 81-255) (*Boll. Lab. Zool. Agric., Portici*, **19**, p. 269-327) (*Mem. Soc. Entom. Ital.*, **5**, p. 188-213; **6**, p. 5-20).
1942. GRASSÉ (P.-P.). — L'essaimage des Termites. Essai d'analyse causale d'un complexe instinctif (*Bull. biol. France-Belg.*, **74**, p. 1-37). — 1944. Les Insectes et leur univers (*Confér. Palais de la Découverte*, 21 p., Paris). — 1954. La régulation des activités instinctives considérée surtout chez les Insectes (*L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme*, Masson, édit., Paris, p. 561-575). — 1959. La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes* sp. La théorie de la stigmergie : essai d'interprétation du comportement des Termites constructeurs (*Insectes Soc.*, **6** n° 1, p. 41-84).
1937. GUILLAUME (P.). — La psychologie de la forme (Flammarion, Paris).
1954. HALDANE (J. B. S.). — A logical analysis of learning, conditioning and related processes (*Behav., Nederl.*, **6**, n° 4, p. 256-270). — 1954. Les aspects physico-chimiques des instincts (*L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme*, Masson, édit., Paris, p. 545-559).
1953. HAYES (J. S.), RUSSEL (W. M. S.), HAYES (C.) et KOHSEN (A.). — The mechanism of an instinctive control system : a hypothesis (*Behav., Nederl.*, **6**, n° 2, p. 85-119).

1949. HEBB (D. O.). — The organization of Behavior (New-York : Wiley).
1949. HÉRON (W. T.). — Internal stimuli and learning (*J. comp. Physiol. Psychol.*, **42**, p. 486-492).
1955. HERTZOG (L.). — Essai sur les actes intelligibles des Insectes (*Bull. Soc. Hist. Nat. Moselle*, **37**, p. 139-190).
1940. HILGARD (E. R.) et MARQUIS (D. G.). — Conditioning and learning (New-York).
1953. HINDE (R. A.). — The conflict between drives in the courtship and copulation of the Chaffinch (*Behav.*, **5**, p. 1-31). — 1953. Appetitive behaviour, consummatory act, and the hierarchical organization of behaviour, with special reference to the great tit (*Parus major*) (*Behav.*, Nederl., **5**, p. 189-224). — 1954. Changes in responsiveness to a constant stimulus (*Brit. J. anim. Behav.*, **2**, n° 2, p. 41-55). — 1955. The modifiability of instinctive behaviour (*Advanc. Sci., G. B.*, **12**, n° 45, p. 19-24).
1929. HINGSTON (R. W.). — Problems of Instinct and Intelligence (New-York, Macmillan).
1920. HOLLANDE (A. CH.). — Action du venin des Hyménoptères prédateurs (*C. R. Soc. Biol., Fr.*, 10 janv. 1920, p. 9-11).
1950. HOLST (E. VON). — Quantitative Messung von Stimmungen im Verhalten der Fisch (*Sympos. Soc. Exper. Biol.*, IV, New-York; *Acad. Pr.*, p. 143-174). — 1954. Relations between the central nervous system and the peripheral organs (*Brit. J. anim. Behav.*, **2**, n° 3, p. 89-94).
1955. HUBER (F.). — Sitz und Bedeutung nervöser Zentren für Instinkthandlungen beim Männchen von *Gryllulus campestris* L. (*Zeitschr. f. Tierps.*, **12**, p. 12-48).
1943. HULL (C. L.). — Principles of behavior (New-York, Appleton). — 1952. A behavior system (New Haven, Yale Univ. Press).
1942. IWATA (K.). — Comparative studies on the habits of solitary wasps (*Tenthredo*, Kyoto, **4**, p. 1-146).
1950. KOEHLER (O.). — Die Analyse der Taxisanteile instinktartigen Verhaltens (*Sympos. Soc. exp. biol.*, **4**, Cambridge, p. 269-302).
1884. KOHL (F. F.). — Die Gattungen und Arten der *Larriden* (Sphecid.) Autorum (*Verh. k. k. Zool. Bot. Gesellsch.*, Wien, p. 171-454).
1929. KÖHLER (W.). — Gestalt Psychology (New-York).
1950. KONORSKI (J.). — Mechanisms of learning (*Sympos. Soc. exper. Biol.*, Cambridge Univ. Press).
1955. KORTLANDT (A.). — Aspects and prospects of the concept instinct (vicissitudes of the hierarchy theory) (*Arch. neerl. Zool.*, **11**, n° 2, p. 155-284).
1935. LEEPER (R. W.). — The role of motivation in learning : a study of the phenomenon of differential motivational control of the utilization of habits (*J. genet. Psychol.*, **46**, p. 3-40).
1953. LEHRMAN (D. S.). — A critique of Lorenz's « objectivistic » theory of animal behaviour (*Q. Rev. Biol.*, **28**, p. 337-363).
1954. LEPLEY (W. M.). — Variability as a variable (*J. Psychol.*, U. S. A., **37**, p. 19-25).
1951. LOBASHEV (M. E.). — [Le principe des liaisons temporaires dans le comportement des Invertébrés] (*Uspr. sovrem. Biol.*, S. S. S. R., **31**, n° 1, p. 13-37).
- 1937 a. LORENZ (K.). Ueber die Bildung des Instinktbegriffes (*Die Naturwissenschaften*, Dtsch., **25**, p. 289-300, 307-318, 324-331). — 1937 b. Ueber den Begriff der Instinkthandlungen (*Folia biotheor.*, **2**, p. 17-50). — 1939. Vergleichende Verhaltensforschung (*Zool. Anz., Suppl.*, Dtsch., **12**, p. 69-102). — 1941. Vergleichende Bewegungstudien an Anatiden (*J. Ornithol.*, **89**, Sonderheft, p. 19-29). — 1943. Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung (*Zs. Tierpsychol.*, **5**, p. 235-409). — 1950. The comparative method in studying innate behaviour patterns (*Sympos. Soc. Exp. Biol.*, **4**, p. 221-269). — 1954. Plays and vacuum activities (*L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme*, Masson, édit., Paris, p. 633-645). — 1954. The objectivistic theory of instinct (*Ibid.*, p. 52-76).
- 1926-1939. MANEVAL. — Nombreux travaux sur les Hyménoptères.
1940. METFESSEL (M.). — Relationships of heredity and environment in behavior (*J. Psychol.*, **10**, p. 177-198).

- 1954 a. MORRIS (D.). — The reproductive behaviour of the Zebra Finch, *Poephila guttata*, with special reference to pseudofemale behaviour and displacement activities (*Behav.*, Nederl., **6**, p. 271-322). — 1954 b. The reproductive behaviour of the River Bullhead, *Cottus gobio* L., with special reference to the fanning activity (*Behav.*, Nederl., **7**, p. 1-31).
1952. NACHTWEY (R.). — L'instinct chez les Insectes (Traduct. : Hachette, Paris).
1945. NIELSEN (E. T.). — Mœurs des *Bembex*. Monographie biologique avec quelques considérations sur la variabilité des habitudes (*Spolia Zool. Mus. hauniensis*, Copenhagen, **7**, p. 1-174).
1928. PAVLOV (I. P.). — Lectures on conditioned reflexes (New-York : International).
1898. PECKHAM (G. W. et E. G.). — Instincts and Habits of the solitary Wasps (*Wiscons. Geol. Nat. Hist. Surv.*, Scientif. Series, n° 1, Bull. n° 2, 245 p.). — 1905. Wasps, Social and Solitary (Boston-New-York).
1948. PETERS (H. M.). — Grundfragen der Tierpsychologie (Stuttgart).
1952. PEYER (B.). — Das Problem der Vererbung von Reizwirkungen (*Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zurich*, **97**, p. 65-81).
- PICARD (F.). — Voir nombreux travaux consacrés aux Hyménoptères.
1954. PIÉRON (H.). — L'évolution du comportement dans ses rapports avec l'instinct (*L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme*, Masson, édit., Paris, p. 677-704). — 1959. De l'actinie à l'homme (Etudes de Psychophysiologie Comparée : P. U. F. Paris).
1917. RABAUD (E.). — L'instinct paralys. des Hyménopt. vulnérants (*C. R. Acad. Sci., Fr.*, **165**, p. 680). — 1917. Notes sur l'instinct de *Mellinus arvensis* L. et ses rapports avec celui des autres Sphégiens (*Bull. biol. France et Belg.*, **51**, p. 331-346). — 1949. L'instinct et le comportement animal (Colin, édit., Paris, 2 vol.).
1918. RAU (P. et N.). — Wasp studied afield (Princeton Univ. Press, 372 p.).
1927. RICHTER (C. P.). — Animal behavior and internal drives (*Quant. Rev. Biol.*, **2**, p. 307-342).
1950. RIESS (B. F.). — (Isolement des éléments d'apprentissage, et comportement héréditaire dans la nature et au laboratoire) (*Ann. New-York Acad. Sci.*, **51**, n° 6, p. 1103-1112).
1916. ROUBAUD (E.). — Recherches biologiques sur les Guêpes solitaires et sociales d'Afrique (*Ann. Sci. Nat. Zool.*, 10^e sér., **1**, p. 1-160). — 1917. Le venin et l'évolution paralysante chez les Hyménoptères prédateurs (*Bull. biol. France et Belg.*, **51**, p. 391-419).
1943. RUSSEL (E. S.). — Perceptual and sensory signs in instinctive behaviour (*Proc. Linn. Soc., London*, **154**, p. 195-216). — 1945. The Directiveness of Organic Activities (Cambridge).
1954. RUSSEL (W. M. S.), MEAD (A. P.) et HAYES (J. S.). — A basis for the quantitative study of the structure of behaviour (*Behav.*, Nederl., **6**, p. 152-205).
1933. SCHNEIRLA (T. C.). — Some important features of ant learning (*Zeitschr. f. vgl. Physiol.*, **19**, p. 439-452). — 1948. Psychology, Comparative (*Encyclop. Brit.*, vol. **18**, p. 690-760). — 1950. The relationship between observation and experimentation in the field study of behaviour (*Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **51**, p. 1022-1044). — 1952 a. A consideration of some conceptual trends in comparative psychology (*Psychol. Bull.*, **49**, p. 559-597). — 1953 b. Basic problems in the nature of insect behavior. Insect behavior in relation to its setting (in K. ROEDER : *Insect Physiology*, Wiley, édit., New-York; chap. 25, p. 26). — 1954. Interrelationships of the « innate » and the « acquired » in instinctive behavior (*L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme*, Masson, édit., Paris, p. 387-452).
1954. SEWARD (E. H.). — Wasp venoms and anaesthesia (*Proc. r. Soc. Med.*, G. B., **47**, n° 12, p. 1032-1034).
1956. STEINER (A. L.). — Contribution à l'étude biologique des Sphérides (Hyménoptères). I. Sur la biologie et le comportement de *Liris nigra* V. d. L. (= *Notogonia pompiliformis* Pz.). (*C. R. Acad. Sci., Fr.*, **242**, n° 8, p. 1078-1080). — 1957 a. Ibid. II. comportement « fouisseur » de *Liris nigra* V. d. L. (= N. p. Pz.), (*Ibid.*, **244**, p. 1259-1261). — 1957 b. Ibid. (suite) (*Ibid.*, **244**, p. 1818-1820). — 1957 c. Ibid. III.

- Les activités en relation avec la proie, chez *Liris nigra* V. d. L. (= N. p. Pz.) (*Ibid.*, **244**, p. 2105-2107). — 1958 a. *Ibid.* IV. La paralysie des proies par *Liris nigra* V. d. L. (= N. p. Pz.) (*Ibid.*, **246**, p. 3526-3528). — 1958 b. *Ibid.* V. L'influence des piqûres de *Liris nigra* (= N. p. Pz.) sur sa proie (*Ibid.*, **247**, p. 150-152). — 1958 c. *Ibid.* VI. La valeur réactogène différentielle des diverses régions corporelles du Grillon, proie de *Liris nigra* V. d. L. (= N. p. Pz.) (*Ibid.*, **247**, p. 970-972).
1951. THISTLETHWAITE (D.). — A critical review of latent learning and related experiments (*Psychol. Bull.*, **48**, p. 97-129).
- 1951-1952. THOMAS (M.). — L'instinct anatomique des Guêpes prédatrices (*Riviera Sci.*, Nice, **38-39**, p. 7-13). — 1952. La malaxation céphalique et les opérations similaires pratiquées par les Sphégiens (*Bull. et Ann. Soc. ent. Belg.*, **88**, p. 5-6, 117-119). — 1952. L'instinct, connaissance ou réflexe ? (*Scientia*, **87**, n° 479, p. 86-94). — 1954. L'instinct, connaissance virtuelle héréditaire d'un plan de vie spécifique (*Bull. Ann. Soc. ent. Belg.*, **90**, p. 158-176).
1951. THOMPSON (W. R.). — The specificity of host relations in predacious insects (*Canad. Ent.*, Ottawa, **83**, p. 262-269).
- 1943-1944. THORPE (W. H.). — Some problems of animal learning (*Proc. Linn. Soc.*, London, p. 70-83). — Types of learning in insects and other Arthropods (*Brit. J. Physiol.*, London, **33**, p. 220-234; **34**, p. 20-31, 66-76). — 1948. The modern concept of instinctive behaviour (*Bull. Anim. Behav.*, London, **7**, 12 p.). — 1950. The concepts of learning and their relation to those of instinct (*Sympos. Soc. exp. biol.*, **4**, p. 388-408). — 1951. The definition of some terms used in animal behaviour studies (*Bull. Anim. Behav.*, **9**, p. 1-7). — 1954. Some concepts of ethology (*Nature*, G. B., **174**, n° 4420, p. 101-105).
1940. TINBERGEN (N.). — Die Uebersprungbewegung (*Zs. Tierpsychol.*, **4**, p. 1-40). — 1942. An objectivistic study of the innate behaviour of animals (*Biblioth biotheor.*, **1**, p. 39-98). — 1950. The hierarchical organisation of nervous mechanisms underlying instinctive behaviour (*Sympos. Soc. exp. biol.*, Cambridge Univ. Pr., édit., p. 305-312). — 1951. The study of instinct (Oxford, Clarendon Press, édit., 228 p.). — 1952. Instinktlehre (Berlin-Hamburg). — Derived activities; their causation, biological significance, origin, and emancipation during evolution (*Quart. Rev. Biol.*, **27**, p. 1-32).
1923. TIRALA (L. G.). — Die Form als Reiz (*Zool. Jahrb. allg. Zool. Physiol.*, **39**, p. 395-442).
1956. TSUNEKI (K.). — Ethological studies on *Bembix niponica* Smith, with emphasis on the psychobiological analysis of behaviour inside the nest (Hym. Sphecid.). I. Biological part (*Mem. Fac. Lib. Arts, Fukui Univ.*, Jap., Ser. II, Nat. Sci., **6**, p. 78-172). — 1957. *Ibid.*, II. Experimental part (*Ibid.*, **7**, part 1, p. 1-116). — 1958. *Ibid.* III. Conclusive part (*Ibid.*, **8**, part 1, p. 1-78).
1921. UEXKÜLL (J. von). — Umwelt und Innenwelt der Tiere (Berlin).
1953. VERRON (H.). — Sur la possibilité d'un apprentissage latent chez *Blatella germanica* (C. R. Acad. Sci., Paris, **237**, p. 1442-1443).
- 1954 (1956). VIAUD (G.). — Taxies et tropismes dans le comportement instinctif (*L'instinct dans le comportement des animaux et de l'Homme*, Masson, édit., Paris, 5-49). — 1958 (1959). Les instincts (P. U. F., Paris).
1919. WATSON (J. B.). — Psychology from the standpoint of a Behaviorist (Philadelphia-Lippincott). — 1925. Behaviorism (New-York : Norton).
1922. WERTHEIMER (M.). — Untersuchungen zur Lehre von der Gestalt I (*Psychol. Forschung*, **1**, p. 47-58).
- 1919 b. WILLIAMS (F. X.). — Philippine wasp studies (*Hawaii. Sugar Planter's Assoc. Expt. Sta. ent. Ser. Bull.*, **14**, 186 p.). — 1928. Studies on tropical wasps; their hosts and associates (*Ibid.*, **19**, 179 p.).
1948. YOUNG (P. T.). — Motivation of behavior (The fundamental determinants of human and animal activity) (Wiley, édit., New-York; Chapman and Hall, édit., London; 6° édit., 562 p.).

LÉGENDES DES PLANCHES

PLANCHES I ET II

CYCLE VITAL (DÉVELOPPEMENT) DE *Liris nigra*.

PL. I. — *Premiers stades*. 1, position spécifique de l'œuf du *Liris*, sur le corps du Grillon; le pôle céphalique est à gauche, sur la figure; 2, la *larve*, quelques jours après l'éclosion de l'œuf, dont elle a conservé la position; la défécation du Grillon paralysé atteste la persistance de la vie végétative; 3, stade avancé du repas larvaire; 4, *larve âgée*, achevant les reliefs du Grillon.

PL. II. — *Derniers stades*. 1, coupe du cocon de terre agglutinée montrant la larve immobile, au *stade prénympheal*; 2, *nymphe femelle*, non encore pigmentée, dans son cocon; 3, coupe d'un terrier contenant un mâle (en bas), et une femelle (en haut), adultes : la fécondation se situe en automne, peu après l'éclosion imaginaire; 4, femelle fécondée passant l'hiver dans un terrier, ou un trou du sol, bien exposé au soleil (les mâles ont disparu après les premiers froids vifs).

PLANCHES III A V

LES DIVERSES ACTIVITÉS DU CYCLE NIDIFICATEUR DE *Liris* (MOINS LA PARALYSATION DU GRILLON)

PL. III. — 1, *creusement du terrier* : la Guêpe, progressant à reculons, est en train d'évacuer une charge de terre maintenue à l'aide des pattes antérieures et des mandibules; elle la lâchera, puis la dispersera derrière elle de quelques coups des pattes antérieures agissant alternativement; 2, le *Liris* « *malaxé* » la base des pattes antérieures du Grillon, après l'avoir paralysé et retourné sur le dos; 3, *détail du « malaxage »* = compression de la base de la patte entre les mandibules, avec prélèvement d'humeurs à la proie; 4, le Grillon, après avoir été malaxé et remis en « position morphologique » est entraîné par les antennes (*transport*, voir cliché), du lieu de chasse jusqu'au fond du terrier (généralement sans « dépôt » ni « visite » du terrier préalables).

PL. IV. — *Ponte et préliminaires de ponte* (coupes sagittales à travers la cellule terminale d'un terrier); 1, *second malaxage du Grillon*, dans le terrier, avant la ponte : les pattes antérieures du Grillon, normalement rabattues sur l'aire de ponte, sont vigoureusement repoussées vers l'avant (« dégagement » de l'aire de ponte ?); 2, « *contournement* » du Grillon, par son pôle céphalique, une fois le malaxage achevé; 3, *posture de ponte*, vue générale : *Liris* est sur la face dorsale du Grillon, et « tête-bêche » avec celui-ci; 4, *oviposition*; vue ventrale

montrant la position de l'abdomen du *Liris*, insinué entre les pattes antérieures et moyennes du Grillon, où sera collé l'œuf : voir cliché 1, pl. I; le pôle céphalique de l'œuf, qui est émis en dernier, sera fixé ici du côté *droit* du Grillon, en haut sur le cliché; plus généralement, du côté où s'est abaissé l'abdomen du *Liris*, pour pondre.

PL. V. — Clôture du terrier, après la ponte (cas particulier où la pente de celui-ci, sur l'horizontale, est très forte) 1, le (ou les) premier matériau de clôture (ici, un petit éclat de bois) a une forme et une destinée différentes des suivants : après une longue « sélection », la Guêpe le rapporte au terrier où il est déposé à l'entrée; puis elle pénètre seule, dans le conduit, « tête la première », s'y retourne (volte-face dans le sens antéro-postérieur), remonte jusqu'à l'entrée où le matériau est repris, tiré à reculons (cliché), puis *bloqué*, à une certaine hauteur au-dessus des Grillons; enfin, le *Liris* sort en s'insinuant entre ce matériau et les parois du conduit; 2, 3, 4, par dessus cette véritable « barrière », *Liris* empile alors des petits cailloux, de petites mottes de terre, etc., qu'il va souvent chercher fort loin, et rapporte « à la marche » (plus rarement par « saut aîlés »), en les tenant entre ses mandibules (parfois les pattes antérieures aussi); en général, les matériaux ont une taille décroissante à mesure qu'avance la clôture (voir cliché 4).

Les terriers *horizontaux* ou sub-horizontaux sont généralement traités différemment : tous les matériaux ont en général sensiblement la même forme et la même destinée : la Guêpe les dépose simplement « en tas » à une certaine distance des Grillons (la « barrière », cf. clichés 1-2, et la « manœuvre » correspondante sont donc supprimées).

PLANCHES VI A VIII

MODALITÉS D'EXÉCUTION LES PLUS TYPIQUES DES PIQÛRES PARALYSATRICES DU *Liris*

Les clichés du haut (notés *a*), représentent l'aspect global des *postures* de la Guêpe, durant l'administration de chaque piqûre; en *b*, position correspondante de l'abdomen de la Guêpe, sur le corps du Grillon; enfin, *c* et *d* indiquent la position, l'angle et le point d'application exacts de l'*extrémité abdominale* au moment de la piqûre et caractéristiques pour chaque aire de piqûres.

PL. VI. — *Première piqûre paralysatrice : Ia; a, posture de piqûre Ia, ou posture initiale du Liris, à l'attaque du Grillon (posture d'ailleurs assez variable, au hasard de la lutte; noter cependant la constance de l'angle, et du point d'application de l'extrémité abdominale du Liris en comparaison des clichés a et b, par exemple); b, position de l'abdomen correspondant à la posture; c, administration de la piqûre Ia, associée au ganglion des pattes postérieures sauteuses, atteint par l'arrière de celles-ci.*

PL. VII. — *Seconde et troisième piqûres paralysatrices : III et IIb; a, posture III, IIb, unique, pour les deux piqûres III et IIb; b, position correspondante de l'abdomen du Liris, entre les pattes antérieures et moyennes du Grillon; c, la seconde piqûre paralysatrice III concerne le ganglion des pattes antérieures, atteint par l'arrière de la patte considérée; d, la troisième piqûre : IIb intéresse le ganglion des pattes moyennes, qu'elle atteint à partir de l'avant de la patte moyenne; noter, sur les clichés c et d, que la position générale de l'abdomen — ainsi que la posture globale du Liris — n'ont pas changé; seule l'extrémité abdominale a pivoté; chacune des deux piqûres, pourtant très proches, admet donc un « angle d'introduction de l'aiguillon » bien différent.*

PL. VIII. — *Quatrième et dernière piqûre paralysatrice : IV; a, posture de piqûre IV, vue d'ensemble; b, position de l'abdomen du Liris; c, région ventrale du cou du Grillon, montrant le lieu et l'angle d'application de l'extrémité abdominale du Liris, durant l'exécution de la piqûre IV, liée au ganglion sous-œsophagien du Grillon.*

PLANCHE IX

VARIANTES DANS LES NORMES MOYENNES DE PARALYSATION,
PARTANT DE LA NOUVELLE POSTURE INITIALE, *Ib*, *Ila*.

a, posture de piqûres *Ib*, *Ila* initiale, correspondant aux deux piqûres *Ib*, et *Ila*, nouvelles, par rapport aux normes « typiques » précédentes; *b*, position de l'abdomen de *Liris*, entre les pattes antérieures et moyennes du Grillon; *c*, piqûre *Ib*, homologue de la piqûre *Ia*, dans la version typique (mais le ganglion est atteint par l'avant des pattes postérieures); *d*, piqûre *Ila*, pouvant être donnée après la piqûre précédente, en « remplacement », ou en plus, de la piqûre *Ilb*, dont elle a le même effet (le ganglion étant alors atteint par l'arrière de la patte moyenne). Noter le faible écart spatial et angulaire de l'extrémité abdominale, dans les deux positions, qui fait souvent confondre ces deux piqûres très différentes pourtant (puisque adressées à deux ganglions différents, très rapprochés l'un de l'autre, il est vrai !).



1



2



3



4

Cycle vital (développement) de *Liris nigra*.
(premiers stades).



1



2



3



4

**Cycle vital (développement) de *Liris nigra*.
(derniers stades).**



2



3



1



4



1



2



3



4



1



2



3



4

**Cycle nidificateur de *Liris nigra* (suite).
(clôture du terrier.)**



a



b

c

**La paralysation du Grillon par *Liris* : aspect moyen.
(posture initiale; première piqûre.)**



a



b



c



d

La paralysation du Grillon par *Liris* (suite).
(seconde et troisième piqûres.)



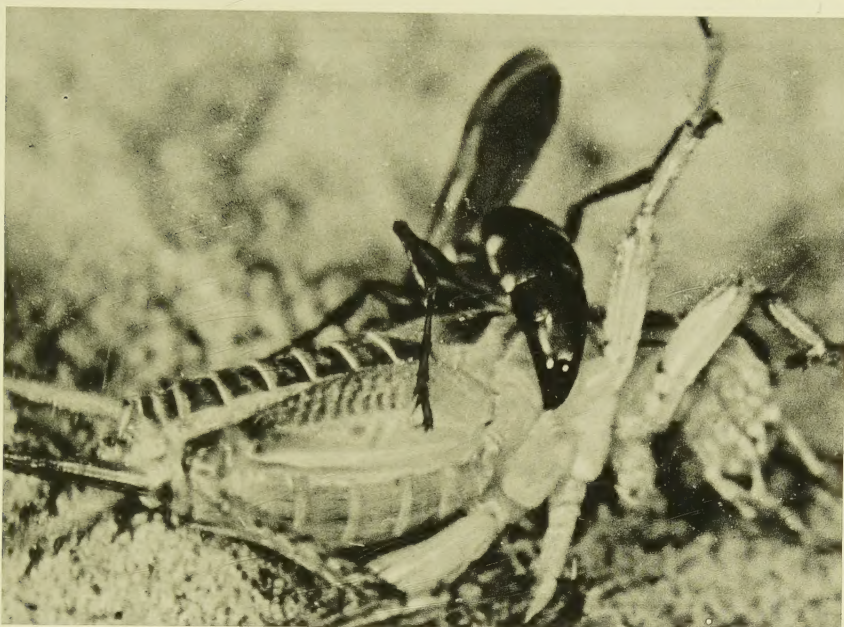
a



b

c

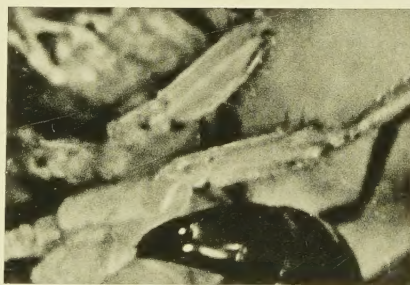
**La paralysation du Grillon par *Liris* (fin).
(quatrième et dernière piqûre.)**



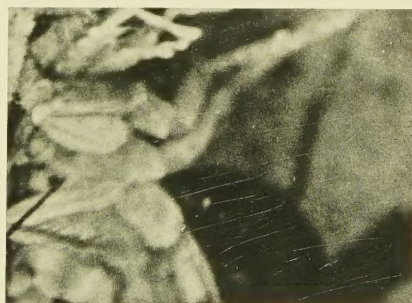
a



b



c



d

Variantes de la paralysation moyenne du Grillon par *Liris*, amorcées par la posture initiale nouvelle Ib, IIa (et piqûres correspondantes).

Soulisse et Cassegrain, Imp., Niort. Dépôt légal : 3^e trim. 1962. N^o d'ordre : 872.
Masson et C^{ie}, Edit., Paris. Dépôt légal : 3^e trim. 1962. N^o d'ordre : 3900.
(*Printed in France.*)